



## **Maisterintutkielma maantieteessä**

### **Luonnonmaantiede**

Maanisäkkäiden potentiaalinen levinneisyys ja lajirunsaus Euroopassa jääkauden  
maksimin aikaan

Henni Eloranta

2020

Ohjaaja:

Miska Luoto

Maantieteen maisteriohjelma

Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta



Tiedekunta – Fakultet – Faculty		Osasto – Institution – Department	
Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta		Geotieteiden ja maantieteen osasto	
Tekijä – Författare – Author			
Henni Eloranta			
Tutkielman otsikko – Avhandlings titel – Title of thesis			
Maanisäkkäiden potentiaalinen levinneisyys ja lajirunsaus Euroopassa jääkauden maksimin aikaan			
Koulutusohjelma ja opintosuunta – Utbildningsprogram och studieriktning – Programme and study track			
Maantieteen maisteriohjelma – Luonnonmaantiede			
Tutkielman taso – Avhandlings nivå – Level of the thesis	Aika – Datum – Date	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages	
Pro gradu-tutkielma	Elokuu 2020	71 + 29	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Ympäristöolosuhteet vaikuttavat lajien esiintymiseen ja olosuhteissa tapahtuvat muutokset muuttavat lajien levinneisyyskuvioita. Viimeisimmän jääkauden maksimin (LGM, ~ 21 ka) aikaan ilmasto on ollut nykyistä kylmempi ja kuivempi ja jäätiköt ovat levittäytyneet Euroopassa laajoille alueille, millä on ollut merkittävä vaikutus kasvi- ja eläinpopulaatioiden esiintymiseen sekä biodiversiteettiin aina nykyaikaa myöten. Perinteisen käsityksen mukaan Välimeren niemimaat ovat toimineet eri lajien refugia-alueina, mutta useat paleoekologiset ja fylogeografiset todisteet ovat haastaneet tämän käsityksen, sillä niiden mukaan myös pohjoisemmilla alueilla on voinut olla olosuhteiltaan suotuisia elinalueita niin temperaattisille kuin boreaalisillekin lajeille. Tässä työssä tarkoituksena on tutkia maanisäkkäiden ilmastollisesti potentiaalisia levinneisyysalueita ja potentiaalisen lajirunsauden jakautumista Euroopassa LGM:n aikaan lajilevinneisyysmallinnusta (SDM) hyödyntäen.</p> <p>Tutkimuksen lajiaineistona oli Societas Europaea Mammalogican keräämä havaintoaineisto Euroopan nisäkkäistä 50 x 50 km resoluutiolla, joka esikäsittelyn jälkeen sisälsi 107 lajin esiintymistiedot Euroopassa pituuspiiristä 32° l länteen. Mallinnukset tehtiin koontimenetelmiä hyödyntäen ja selittävinä muuttujina käytettiin ilmastomuuttujia. Projisointi ajassa taaksepäin tehtiin erikseen kolmella erilaisella LGM-ilmastosimulaatiolla, jotta lajeille ilmastollisesti suotuisien alueiden maantieteellisen esiintymisen arvioiminen oli mahdollista. Eri lajiryhmien potentiaalista levinneisyyttä ja lajirunsausta kuvaavat kartat koostettiin lajiryhmään kuuluneiden yksittäisten lajien LGM-projektioista.</p> <p>Mallinnusmenestyksessä oli vaihtelua eri lajien välillä, mutta jokaiselle lajille pystyttiin tekemään koontimallit ja siten myös LGM:n aikaiset levinneisyysennusteet. Eri lajien ilmastollisesti potentiaaliset levinneisyysalueet erosivat toisistaan selvästi sekä kooltaan että sijainniltaan ja olivat yhteydessä lajin nykyiseen levinneisyyteen. Kokonaisuudessaan LGM:n aikainen potentiaalinen lajirunsaus oli keskimääräistä suurempaa Välimeren niemimailla, Länsi-Euroopan eteläosissa, Mustanmeren ympäristössä sekä Karpaattien alueella. Eteläisten lajien levinneisyyden painopiste oli Alppien eteläpuolisilla alueilla ja pohjoisten lajien Alppien pohjois- ja itäpuolella. Pohjoisten lajien potentiaaliset levinneisyysalueet olivat myös keskimäärin isompia kuin eteläisten.</p> <p>Nisäkkäille mallinnettiin ilmastollisesti potentiaalisia levinneisyysalueita laajalti ympäri jääkautista Eurooppaa. Tulokset tukevat ajatusta temperaattisten lajien useammista suotuisista refugia-alueista, joista osa on sijainnut etelän niemimailla ja osa perinteisten eteläisten refugioiden pohjoispuolella. Pohjoiset lajit ovat puolestaan voineet löytää suotuisia elinolosuhteita laajalti keskisestä ja itäisestä Euroopasta eivätkä näin ollen ole välttämättä olleet rajoittuneita ainoastaan tiettyihin refugioihin. Tulosten valossa näyttää siltä, että nisäkkäiden jääkauteiset levinneisyyskuviot ovat voineet olla hyvinkin vaihtelevia lajien ominaispiirteistä riippuen eikä LGM:n aikainen ilmasto ole välttämättä rajoittanut merkittävästi kaikkien lajien levinneisyyttä.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
Jääkauden maksimi, LGM, lajilevinneisyysmallinnus, SDM, potentiaalinen levinneisyys, potentiaalinen lajirunsaus, nisäkkäät			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
University of Helsinki electronic theses library E-thesis/HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			



Tiedekunta – Fakultet – Faculty		Osasto – Institution – Department	
Faculty of Science		Department of Geosciences and Geography	
Tekijä – Författare – Author			
Henni Eloranta			
Tutkielman otsikko – Avhandlings titel – Title of thesis			
Potential distribution and species richness of terrestrial mammals in Europe during the Last Glacial Maximum			
Koulutusohjelma ja opintosuunta – Utbildningsprogram och studieinriktning – Programme and study track			
Master's programme in geography, Physical geography/Human geography/Geoinformatics			
Tutkielman taso – Avhandlings nivå – Level of the thesis	Aika – Datum – Date	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages	
Master's thesis	August 2020	71 + 29	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Environmental conditions affect the occurrence of species and changes in conditions change distribution patterns of species. At the time of Last Glacial Maximum (LGM, ~ 21 ka), climate has been colder and drier and glaciers have spread over large areas of Europe, which has had a significant impact on the occurrence of plant and animal populations and biodiversity up to modern times. According to the traditional view, the Mediterranean peninsulas have acted as refugia for various species, but several paleoecological and phylogeographical evidence have challenged this notion, as they suggest that the more northern regions may also have had suitable habitats for both temperate and boreal species. The aim of this work is to study the potential distribution areas of terrestrial mammals and the distribution of potential species richness in Europe at the time of LGM using species distribution modelling (SDM).</p> <p>Presence/absence records of mammal species were collected by the Societas Europaea Mammalogica with a resolution of 50 x 50 km. After pre-processing, the data provided information on 107 species in Europe west of 32° E. Modelling was carried out using ensemble modelling and climate data was used as explanatory variable. Hindcasting was done separately with three different LGM climate simulations to allow the assessment of the geographical distribution of climatically suitable areas for the species. Maps of the potential species richness of different species groups were compiled from LGM projections of individual species belonging to the species group.</p> <p>There was variation in modelling success between different species, but consensus models could be made for each species and thus also distribution predictions for the LGM. The climatically potential distribution areas of the different species differed clearly in both size and location and were related to the species' current distribution. Overall, the potential species richness during the LGM was higher than average in the Mediterranean peninsulas, the southern Western Europe, the Black Sea region, and the Carpathian region. The focus of the distribution of southern species was in the areas south of the Alps and of the northern species north and east of the Alps. The potential ranges of northern species were also larger on average than those of southern species.</p> <p>For mammals, climatically potential distribution areas were modelled extensively across the glacial Europe. The results support the idea of several suitable refugia for temperate species, some of which are located on the southern peninsulas and some north of traditional southern refugia. Northern species, on the other hand, have been able to find suitable living conditions in much of central and eastern Europe and therefore have not necessarily been limited to certain refugia. In the light of the results, it appears that mammalian glacial distribution patterns may have varied greatly depending on the characteristics of the species and that the climate during the LGM may not have significantly limited the distribution of all species.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
Last glacial maximum, LGM, species distribution modelling, SDM, potential distribution, potential species richness, mammals			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
University of Helsinki electronic theses library E-thesis/HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

# Sisällysluettelo

<b>1. Johdanto .....</b>	<b>1</b>
<b>2. Tutkimuskysymykset.....</b>	<b>3</b>
<b>3. Levinneisyys ja siihen vaikuttavat tekijät .....</b>	<b>4</b>
3.1 Abioottiset tekijät .....	7
3.2 Bioottiset tekijät .....	8
3.3 Populaatiodynamiikka .....	9
<b>4. Jääkaudet.....</b>	<b>10</b>
4.1 Jääkausimaksimit.....	10
4.2 Ilmasto ja kasvillisuus .....	11
4.3 Refugiat.....	12
<b>5. Lajien levinneisyysmallinnus .....</b>	<b>14</b>
5.1 Levinneisyysmallinnuksen perusolettamuksia.....	15
5.2 Malleissa käytettävä lajiaineisto ja mallin muuttujien vaikutus .....	16
5.3 Mallien rakentaminen .....	17
5.3.1 Koontimenetelmät.....	18
5.3.2 Binääristen esiintymiskarttojen teko .....	19
5.4 Mallien arviointi .....	19
<b>6. Tutkimusalue .....</b>	<b>21</b>
<b>7. Aineisto ja menetelmät .....</b>	<b>23</b>
7.1 Lajiaineisto.....	23
7.2 Ympäristöaineisto.....	24
7.3 Mallinnus .....	25
7.3.1 Tilastolliset mallinnusmenetelmät.....	26
7.3.2 Mallien arviointi.....	28
<b>8. Tulokset .....</b>	<b>30</b>
8.1 Lajien ryhmittely .....	30
8.2 Ympäristömuuttujien vaihtelu.....	31
8.3 Levinneisyysmallien keskeisiä tunnuslukuja .....	33
8.4 Ympäristömuuttujien merkitys.....	36
8.5 Yksittäisten lajien mallinnus.....	37
8.6 Lajiryhmien levinneisyys ja lajirunsaus .....	38
<b>9. Tulosten tarkastelu.....</b>	<b>45</b>
9.1 Mallinnuksen onnistuminen.....	45
9.2 Lajien potentiaalinen levinneisyys ja lajirunsauden jakautuminen LGM:n aikaan .....	48
9.2.1 Eteläiset lajit .....	49
9.2.2 Pohjoiset lajit .....	52
9.3 Tutkimuksen luotettavuustarkastelu .....	54
9.4 Tutkimuksen kehitysideat .....	58
<b>10. Johtopäätökset.....</b>	<b>59</b>
<b>Lähteet.....</b>	<b>62</b>
<b>Liitteet.....</b>	<b>72</b>

# 1. Johdanto

Lajien levinneisyyskuviot, niissä tapahtuvat muutokset sekä niihin vaikuttavat tekijät ovat olleet ekologian ja biogeografian keskeisiä tutkimusaiheita jo pitkään. Yleisen käsityksen mukaan laajalla skaalalla etenkin ilmastolla on keskeinen rooli lajien luonnollisten levinneisyysalueiden rajojen määrittelyssä ja kun ilmastossa tapahtuu muutoksia, myös lajien levinneisyydessä tapahtuu muutoksia. Näin ollen lajien levinneisyysalueet siirtyvät, kasvavat ja pienenevät riippuen kulloinkin vallitsevista olosuhteista ja siitä, miten lajit niihin reagoivat (Graham et al. 1996; Williams et al. 2004; Parmesan 2006; Chen et al. 2011).

Nykyiselle kvartaarikaudelle ominaista on kylmempien glasiaali- ja lämpimämpien interglasiaalikausien vaihtelu. Tällä hetkellä ilmastomme lämpenee poikkeuksellisella tavalla (IPCC 2013), mutta viimeisimmän jääkauden aikaan Euroopan pohjoisosat ovat olleet laajalti paksun mannerjäätikön peitossa ja muissa osissa Eurooppaa on esiintynyt vuoristorajajäätiköitä eteläisen Euroopan pysyessä pääosin jäästä vapaana (Ehlers et al. 2011). Jääkautisten olosuhteiden ja lajeille suotuisten refugia-alueiden uskotaan vaikuttaneen merkittävästi Euroopan kasvi- ja eläinlajistoon ja olevan tärkeä nykypäivän biogeografisia kuvioita alueella selittävä tekijä (Hewitt 1999, 2004; Svenning & Skov 2007; Araújo et al. 2008; Svenning et al. 2015; Ordonez & Svenning 2016). Perinteisen käsityksen mukaan lajit olisivat keskittyneet viimeisimmän jääkauden maksimin (LGM, ~ 21 ka) aikaan pitkälti Välimeren niemimaille Iberiaan, Italiaan ja Balkanille, nk. eteläisiin refugioihin, ja levinneet kohti pohjoista ilmaston lämmitessä ja jäätiköiden vetäytyessä (Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999). Nykytiedon valossa näyttää kuitenkin yhä vahvemmin siltä, että jotkin temperaattiset ja etenkin boreaaliset lajit ovat selviytyneet myös näitä perinteisiä eteläisiä refugioita pohjoisemmilla alueilla (Stewart & Lister 2001; Bhagwat & Willis 2008) ja tähän viittaavia todisteita on saatu niin fossiililöydöistä (Sommer & Nadachowski 2006) kuin fylogeografisista tutkimuksista (Provan & Bennett 2008; Schmitt & Varga 2012; Pedreschi et al. 2019). Vielä on kuitenkin epäselvää, missä kaikkialla eri lajeille suotuisia alueita on mahdollisesti ollut, minkä kokoisia nämä alueet ovat olleet, kuinka hajanaisia tai yhtenäisiä ne ovat olleet tai kuinka monet lajit ovat käytännössä voineet ominaisuuksiensa puolesta selviytyä näillä pohjoisemmilla alueilla.

Lajien historiallisista levinneisyysalueista on mahdollista saada vain osittainen kuva fossiililöytöjen ja fylogeografian avulla niihin liittyvien rajoitteiden takia (Gavin et al. 2014),

mutta näitä tietoja voidaan täydentää lajilevinneisyysmallinnuksen (SDM) avulla. Levinneisyysmallinnus mahdollistaa lajien ja ympäristön välisen suhteen tutkimisen lajien esiintymiskuvioiden pohjalta tilastollisia ja/tai mekanistisia menetelmiä hyödyntäen, minkä lisäksi mallit mahdollistavat lajien potentiaalisten levinneisyysalueiden projisoinnin sekä ajassa että tilassa (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005; Elith & Leathwick 2009). Mallien toiminta perustuu lajien ekolokeroiden arvioimiseen yhdistämällä lajien levinneisyystietoja erilaisiin ympäristömuuttujiin ja näiden tietojen pohjalta tehtäviin ennusteisiin ja oletuksiin lajeille suotuisista elinolosuhteista sekä siitä missä tällaisia alueita esiintyy. Kun malleihin yhdistetään tietoja toisen ajanjakson, kuten LGM:n, ympäristöolosuhteista, on mahdollista arvioida millä maantieteellisillä alueilla lajeille suotuisia ympäristöolosuhteita on tuolloin esiintynyt. Lajien levinneisyysmallinnusta hyödynnetään monenlaisissa tutkimuskysymyksissä, sillä se mahdollistaa erilaisten biogeografisten, ekologisten ja evolutiivisten teorioiden ja hypoteesien testaamisen ja sitä voidaan soveltaa esimerkiksi luonnonsuojelullisissa ja globaalimuutokseen liittyvissä kysymyksissä (Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Peterson 2012). Levinneisyysmallinnuksen menetelmiä myös kehitetään ja arvioidaan jatkuvasti (esim. Elith et al. 2006; Elith & Graham 2009; Guillera-Arroita et al. 2015; Qiao et al. 2015; Araújo et al. 2019; Qiao et al. 2019).

Lajien menneisyyden tunteminen auttaa ymmärtämään, miten erilaiset ekologiset tekijät vaikuttavat eliöstöön pitkien aikojen kuluessa ja miten nämä tekijät vaikuttavat nykyhetkessä havaittaviin esiintymiskuvioihin ja biodiversiteettiin. Tämä tieto on hyödyksi, kun pyrimme esimerkiksi arvioimaan millaisia vaikutuksia nykyisellä ilmastonmuutoksella voi eliöstöön olla. Historialliset levinneisyyskuviot ovat tärkeässä osassa, sillä ne kertovat lajien ekologiasta ja historiasta muuttuvassa ympäristössä ja voivat siten lisätä tietoa ja ymmärrystämme lajien levinneisyyteen vaikuttavista tekijöistä ja siitä, miten lajit mahdollisesti reagoivat ympäristössä tapahtuviin muutoksiin myös tulevaisuudessa.

## 2. Tutkimuskysymykset

Tässä työssä tutkitaan eurooppalaisten maanisäkkäiden ilmastollisesti potentiaalisia levinneisyysalueita viimeisimmän jääkauden maksimin aikaan hyödyntämällä laaja-alaisia ilmastomuuttujia ja lajilevinneisyysmallinnusta. Tutkimuksen tavoitteena on edistää kokonaiskuvan muodostamista Euroopan nisäkäslajiston potentiaalisesta levinneisyydestä ja eri alueiden potentiaalisista lajirunsausista LGM:n aikaan. Tämä työ etsii vastauksia seuraaviin kysymyksiin:

- 1) Onko pienellä määrällä ilmastomuuttujia mahdollista mallintaa useiden kymmenien levinneisyydeltään ja ekologisilta ominaisuuksiltaan erilaisten nisäkkäiden laaja-alaista levinneisyyttä?

Ilmasto vaikuttaa lajien levinneisyyteen laajalla skaalalla (Gaston 2003; Araújo & Peterson 2012), mutta lajien toteutuneeseen levinneisyyteen vaikuttavat muutkin tekijät (Pulliam 2000; Svenning & Skov 2004; Sexton et al. 2009). Lisäksi lajien ekologisilla ominaisuuksilla ja maantieteellisillä piirteillä on havaittu olevan vaikutusta mallinnustuloksiin (McPherson & Jetz 2007; Marmion et al. 2009b), mikä voi nytkin näkyä eroina mallinnuksen onnistumisessa lajien välillä.

- 2) Missä osissa Eurooppaa lajit ovat potentiaalisesti voineet esiintyä LGM:n aikaan ja onko tiettyjä alueita, missä potentiaalinen lajirunsaus on ollut keskimääräistä suurempaa?

Perinteinen käsitys on, että lajit ovat keskittyneet jääkaudella ja etenkin LGM:n aikoihin etupäässä Etelä-Euroopan niemimaille eteläisiin refugioihin, missä ilmasto on ollut muuta Eurooppaa leudompi ja mistä lajit ovat levinneet kohti pohjoista ilmaston lämmitessä (Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999). Nykyisen käsityksen mukaan kuitenkin myös Välimeren alueen ulkopuolella on ollut eri lajeille olosuhteiltaan suotuisia pohjoisia refugioita, missä lajit ovat voineet selviytyä LGM:n aikaan (Stewart & Lister 2001; Sommer & Nadachowski 2006; Schmitt & Varga 2012; Pedreschi et al. 2019). Hypoteesi on, että jääkauteissa Euroopassa on ollut useita refugia-alueita, joista osa on sijainnut Välimeren alueella ja osa sen ulkopuolella.

Potentiaallinen lajirunsaus on kuitenkin todennäköisesti ollut suurempaa eteläisillä kuin pohjoisilla alueilla.

- 3) Eroavatko nykyaikana esiintymisalueiltaan toisistaan poikkeavien lajiryhmien potentiaaliset jääkautiset levinneisyysalueet toisistaan?

Lajien selviytyminen jääkautisessa Euroopassa on todennäköisesti ollut pitkälti kiinni lajien ominaispiirteistä (Bhagwat & Willis 2008; Pedreschi et al. 2019). Lämpimiin olosuhteisiin sopeutuneiden temperaattisten lajien on oletettu keskittyneen nykyistä levinneisyyttä suppeammille alueille pääosin Etelä-Eurooppaan, kun taas kylmempiä olosuhteita sietävät lajit ovat voineet selviytyä pohjoisemmillaakin alueilla. On mahdollista, että nykyään pohjoisilla ja etenkin arktisilla alueilla esiintyvien lajien LGM:n aikaiset levinneisyysalueet ovat kattaneet laajojakin alueita keskisessä Euroopassa ja olleet jopa suurempia kuin nykyään (Stewart et al. 2010).

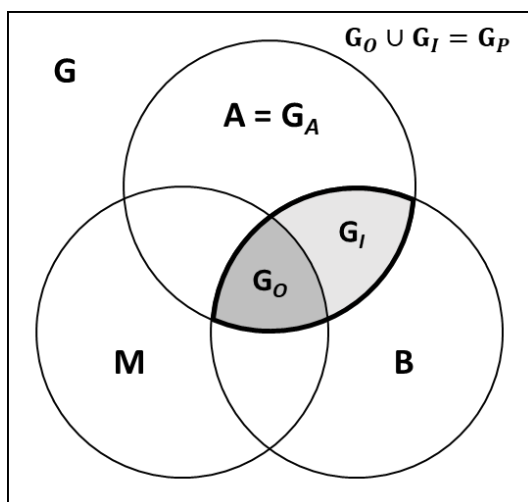
### 3. Levinneisyys ja siihen vaikuttavat tekijät

Yksiä ekologian ja biogeografian keskeisiä kysymyksiä ovat miksi lajit esiintyvät siellä missä esiintyvät ja mitkä tekijät rajoittavat lajien levinneisyyttä. Levinneisyys kuvaa lajin maantieteellistä esiintymistä tilassa ja on ilmentymä lajin ekologiasta ja evoluutiohistoriasta yhdistettynä erilaisiin spatiaalisiin ja temporaalisiin ympäristötekijöihin. Levinneisyyden yhteydessä puhutaan usein ekolokerosta, jolla tarkoitetaan lajin asemaa ympäristössä, missä lajin ominaisuudet, tarpeet ja rajoitteet vaikuttavat sen esiintymiseen. Ekolokeroihin pohjautuvien käsitysten mukaan laji voi esiintyä alueella, kun paikalliset abioottiset ympäristöolosuhteet ja vuorovaikutussuhteet alueen muiden lajien kanssa mahdollistavat lajin pysyvyyden alueella, lajin on mahdollista levitä alueelle lajin leviämiskyky ja aika huomioon ottaen, ja lajin populaatioilla on evolutiivista kykyä sopeutua muuttuviin tai uusiin olosuhteisiin (Soberón & Peterson 2005; Soberón 2007). Vastaavasti lajin levinneisyyttä rajoittavia tekijöitä ovat mitkä tahansa yksilön selviytymistä, kasvua tai lisääntymistä alueella vaikeuttavat tekijät sekä itse leviämisprosessiin liittyvät rajoitteet, jotka vaikuttavat alueiden saavutettavuuteen. Levinneisyyttä rajoittavien tekijöiden merkityksessä ja voimakkuudessa voi olla niin alueellisia kuin ajallisiakin eroja ja harvoin levinneisyysalueiden rajatkaan ovat täysin



vakaita ja pysyviä, vaan ennemminkin dynaamisia ja jatkuvasti muuttuvia kompleksisia kokonaisuuksia. Harvoin mikään laji myöskään esiintyy tasaisesti ja yhtä runsaana kaikkialla koko levinneisyysalueellaan, sillä luonnossa lajit monesti asuttavat vain osaa levinneisyysalueensa habitaateista puuttuen kokonaan toisista (Brown et al. 1996). Usein lajin maantieteellinen levinneisyysalue muodostuukin useampien erillisten populaatioiden esiintymisalueista ja tihentymistä, jotka eivät välttämättä ole yhteydessä toisiinsa.

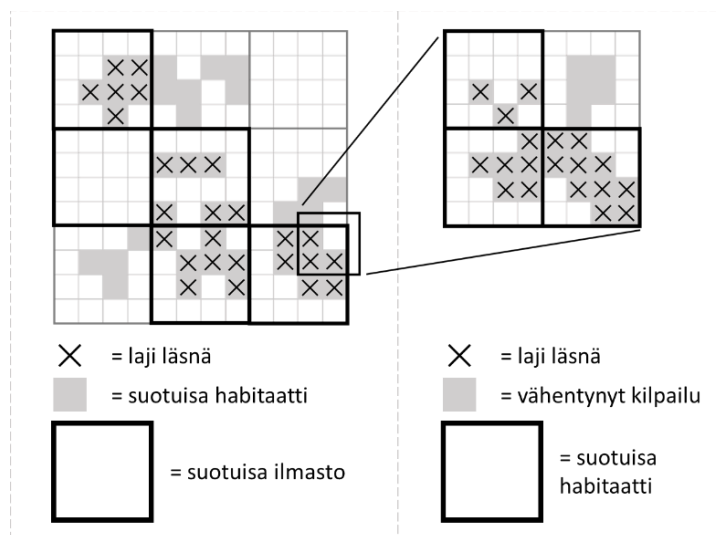
Lajien levinneisyyteen vaikuttavat ympäristömuuttujat jaotellaan usein abioottisiin ja bioottisiin tekijöihin, joista abioottiset tekijät viittaavat elottomaan fysikaaliskemialliseen ympäristöön, kun taas bioottisista tekijöistä puhuttaessa tarkoitetaan elävien organismien luomaa ympäristöä ja lajienvälisiä interaktioita. Sekä abioottiset että bioottiset tekijät voivat osaltaan selittää ja rajoittaa lajien levinneisyyttä sekä erikseen että yhdessä (Sexton et al. 2009; González-Salazar et al. 2013; Sanín & Anderson 2018; Early & Keith 2019) ja on mahdollista, että monien ympäristögradienttien suhteen lajit voivat kokea toisen pään fysiologisesti ja toisen biologisesti stressaavaksi (Brown et al. 1996; ks. myös Louthan et al. 2015). Kun abioottisten ja bioottisten tekijöiden lisäksi huomioidaan lajien dispersaali, voidaan lajien maantieteellistä levinneisyyttä havainnollistaa yksinkertaistetusti BAM-diagrammin avulla (kuva 1; Soberón & Peterson 2005; Peterson et al. 2011). Diagrammi kuvaa maantieteellistä aluetta  $G$ , missä esiintyy kolme erilaista ehtojoukkoa: alue  $A$  (*abiotic*), joka kuvaa lajille abioottisilta olosuhteiltaan suotuisaa aluetta; alue  $B$  (*biotic*), missä bioottiset interaktiot ovat lajille suotuisat ja mahdollistavat lajin esiintymisen; sekä alue  $M$  (*movement*), joka kuvaa lajin saavutettavissa olevaa aluetta. Laji esiintyy alueella  $G_O$ , missä nämä kolme ehtoa täyttyvät. Lajin olisi mahdollista esiintyä alueella  $G_I$ , jos leviämisrajoitteita ei olisi ja näin ollen laji voisi potentiaalisesti esiintyä alueella  $G_O \cup G_I = G_P$ . BAM-diagrammin esitystapa on teoreettinen,



Kuva 1. BAM-diagrammi interaktioista abioottisten ja bioottisten tekijöiden sekä saavutettavuuden välillä.  $G$  = tutkimuksen kohteena oleva maantieteellinen alue,  $G_A$  = abioottisesti suotuisa alue,  $B$  = bioottisesti suotuisa alue,  $M$  = lajin saavutettavissa oleva alue. Alueella  $G_O$  kaikki kolme ehtoa ( $G_A$ ,  $B$  ja  $M$ ) täyttyvät ja se vastaa lajin toteutunutta maantieteellistä levinneisyysaluetta. Alueella  $G_I$  abioottiset ja bioottiset olosuhteet ovat lajille suotuisat, mutta lajin leviämiskyky ei mahdollista esiintymistä alueella. Alueet  $G_O$  ja  $G_I$  muodostavat yhdessä alueen  $G_P$ , joka kuvaa lajin potentiaalista levinneisyysaluetta. Mukailten Soberón & Peterson (2005) ja Peterson et al. (2011).

mutta sitä on mahdollista soveltaa myös empiirisiin tutkimuksiin (esim. Sanín & Anderson 2018).

Abioottisten ja bioottisten tekijöiden vaikutuksen voimakkuudesta levinneisyysalueiden muodostumiseen eri mittakaavoilla käydään yhä keskustelua. Hierarkkisen viitekehyksen mukaan globaalilla mittakaavalla levinneisyyteen vaikuttavat ensisijaisesti laaja-alaiset tekijät kuten makroilmasto ja evolutiivinen historia, ja skaalan muuttuessa hienommaksi alueelliset ja paikalliset ympäristötekijät, kuten topografia, geologia, habitaatit ja bioottiset interaktiot, muuttuvat yhä merkittävämmiksi (kuva 2; Pearson & Dawson 2003; Pearson et al. 2004; Schweiger & Beierkuhnlein 2016). Tämä näkökulma on kuitenkin kohdannut myös kritiikkiä ja useissa tutkimuksissa on kyseenalaistettu pelkän ilmaston kyky selittää yksinään lajien laaja-alaisia esiintymiskuvioita riittävän luotettavasti ja tuotu esille, että bioottisilla tekijöillä voi olla vaikutusta lajien esiintymiseen myös paikallista tasoa laajemmilla alueilla (Araújo & Luoto 2007; Meier et al. 2010; Pigot & Tobias 2013; Wisz et al. 2013; Araújo & Rozenfeld 2014; Belmaker et al. 2015). Toisaalta bioottisten interaktioiden vaikutukset ja voimakkuus voivat olla myös tapauskohtaisia ja riippua alueen abioottisista tekijöistä (Chamberlain et al. 2014; Louthan et al. 2015; Godsoe et al. 2017; Early & Keith 2019).



Kuva 2. Hierarkkisen mallinnuksen periaate, missä lajin levinneisyyteen vaikuttavien tekijöiden ajatellaan toimivan eri mittakaavoilla. Vasemmassa paneelissa lajia tavataan siellä, missä laajaskaalainen suotuisa ilmasto ja hienomman mittakaavan habitaatti kumpikin kohtaavat. Oikeassa paneelissa on pienempi otos isommasta diagrammista, ja tässä esille tulee lajienvälisen kilpailun merkitys levinneisyyteen. Mukailten Pearson & Dawson (2003).

### 3.1 Abioottiset tekijät

Eloton fysikaaliskemiallinen ympäristö muodostaa pohjan, joka voi mahdollistaa tai estää lajin pysyvän esiintymisen alueella. Kunkin lajin fysiologiset ominaisuudet ja tarpeet määrittelevät sen, millaiset olosuhteet ovat lajille suotuisat ja mahdollistavat sen selviytymisen ja lisääntymisen alueella, ja yleensä lajeilla on jonkinlainen optimi eri ympäristögradienttien suhteen (Austin 2002; Normand et al. 2009). Ympäristöolosuhteiden lisäksi myös tärkeiden abioottisten resurssien puute voi rajoittaa lajien esiintymistä. Luonnossa tällaiset ominaisuudet ja tarpeet voivat tulla esille esimerkiksi lajin sietokyvyssä ääriämpötiloja, vuodenaikaisuutta tai kosteusoloja kohtaan, tai laji voi tarvita tietynlaista ympäristöä pystyäkseen hankkimaan ravintoa tai lisääntymään onnistuneesti. Yleensä mitä paremmin laji pystyy sietämään erilaisia ympäristöolosuhteita ja hyödyntämään erilaisia resursseja, sitä laajempi sen levinneisyysalue voi olla (Slatyer et al. 2013).

Abioottisista tekijöistä ehkä ilmeisin on ilmasto ja sen vaikutukset lajeihin. Todisteita ilmaston vaikutuksesta lajien levinneisyyksiin ovat esimerkiksi havainnot siitä, että lajien levinneisyyksien rajat vastaavat tiettyjen ilmastomuuttujien yhdistelmiä ja että ajan kuluessa nämä rajat muuttuvat yhdessä ilmastossa tapahtuvien muutosten kanssa (Williams et al. 2004; Hickling et al. 2006; Parmesan 2006; Tingley et al. 2009; Pigot et al. 2010; Thomas 2010; Chen et al. 2011). Lajien yksilöllisten ominaisuuksien takia eri lajeilla ja lajiryhmillä levinneisyyden ja ilmaston välisen suhteen voimakkuus kuitenkin vaihtelee (Kharouba et al. 2013), minkä lisäksi eri lajeilla ja alueilla levinneisyyskuviot voivat olla seurausta eri ilmastotekijöistä ja niiden yhdistelmistä. Aina abioottisten tekijöiden vaikutukset eivät ole suoria, vaan ne voivat ilmetä myös välillisesti muiden tekijöiden kautta. Esimerkiksi alueen korkeus merenpinnasta ja topografia ovat tekijöitä, joilla ei ole suoraa fysiologista vaikutusta lajeihin, mutta ne vaikuttavat lajien esiintymiseen epäsuorasti määrittelemällä alueellisia ja paikallisia lämpö-, kosteus- ja säteilyolosuhteita, jotka puolestaan voivat mahdollistaa tai estää lajien esiintymisen alueella. Ilmaston lisäksi muita mahdollisia levinneisyyteen vaikuttavia abioottisia tekijöitä ovat esimerkiksi geologia, maaperä, vesi, ravinteet, pH, rinteiden suunta ja jyrkkyys, valo, ympäristön kompleksisuus ja katastrofit.

Abioottiset tekijät voivat lisäksi muodostaa konkreettisia leviämisesteitä lajeille (esim. meri tai vuoristo) ja näin vaikuttaa levinneisyyteen rajoittamalla leviämismahdollisuuksia. Fyysiset

leviämisesteet voivat olla esteitä itsessään, mutta ne voivat näyttäytyä sellaisina myös koska ympäristöolosuhteet niiden alueella ovat epäsuotuisat ja asettavat rajoitteita. Yleensä leviämisesteet ovat esteitä siksi, että lajin leviämiskyky ei mahdollista niiden ylittämistä ja siksi fyysiset leviämisesteet ovat todennäköisesti merkittävämpiä lajeilla, joilla on heikko leviämiskyky (Gaston 2003).

### 3.2 Bioottiset tekijät

Elävät organismit ovat vuorovaikutuksessa sekä ympäristönsä että toistensa kanssa ja samalla alueella, samassa eliöyhteisössä elävät lajit voivat vaikuttaa toistensa esiintymiseen. Bioottiset interaktiot voivat olla joko suoria tai epäsuoria, niiden vaikutukset voivat olla positiivisia, neutraaleja tai negatiivisia, ja ne voivat olla lyhyt- tai pitkäkestoisia. Bioottisilla tekijöillä on mahdollisuus heikentää tai edistää lajien kykyä ylläpitää populaatioita, minkä takia ne voivat rajoittaa lajien esiintymistä ja levinneisyysalueiden laajenemista alueilla missä ympäristöolosuhteet olisivat muuten suotuisat (Pigot & Tobias 2013; Wisz et al. 2013; Newsome et al. 2017), ja vastaavasti positiiviset interaktiot voivat edesauttaa lajien selviytymistä abioottisesti stressaavissa olosuhteissa ja mahdollistaa useampien habitaattien hyödyntämisen (He et al. 2013; Crotty & Bertness 2015). Bioottisten interaktioiden voimakkuudessa voidaan ottaa huomioon niiden toistuvuus (kuinka usein interaktio toistuu) ja intensiteetti (interaktion vaikutus elinikäiseen lisääntymiseen), jotka vaikuttavat siihen millaisia seurauksia interaktioilla voi lajin esiintymiseen olla (Early & Keith 2019).

Joissain tilanteissa lajin esiintyminen voi olla kiinni jonkin tietyn keskeisen bioottisen resurssin esiintymisestä alueella. Esimerkiksi ravintokasvien esiintyminen ja runsaus voivat vaikuttaa niitä hyödyntävien eläinten esiintymiseen ja petojen ja saaliin lajirunsaus ja esiintyminen olla yhteydessä toisiinsa (Sandom et al. 2013; Wisz et al. 2013; Barrio et al. 2016). Vastaavasti mutualistisessa tilanteessa lajin esiintyminen voi olla riippuvainen sille elintärkeän toisen lajin esiintymisestä. Jos keskeisiä resursseja ei ole riittävästi, rajoittaa se lajin esiintymistä. Lajienvälinen kilpailu voi puolestaan olla häirintää tai kilpailua samoista rajallisista resursseista, mikä vaikuttaa negatiivisesti lisääntymiseen, kasvuun tai hengissä pysymiseen. Kilpailu on usein epäsymmetristä ja sen on mahdollista johtaa heikomman kilpailijan runsauden vähenemiseen ja potentiaalisesti aina jopa populaation häviämiseen asti (Wisz et al. 2013; Early & Keith 2019).

Bioottisiin tekijöihin voi laskea myös ihmisen vaikutuksen. Ihminen muokkaa merkittävästi elinympäristöään ja vaikuttaa siten muidenkin lajien elinmahdollisuuksiin niin suoraan kuin välillisestikin esimerkiksi kaatamalla metsiä ja muuttamalla maankäyttöä, harjoittamalla metsästystä ja kannanhoitoa, hävittämällä ei-toivottuja lajeja ja levittämällä vieraita lajeja uusille alueille. Ihmisen läsnäolo ja ihmisen aiheuttama elinympäristöjen pirstaleisuus vaikuttavatkin merkittävästi lajien esiintymiskuvioihin sekä lajien monimuotoisuuteen (Dirzo et al. 2014; Faurby & Svenning 2015; Di Marco & Santini 2015; Crees et al. 2016).

### 3.3 Populaatiodynamiikka

Populaatiodynamiikan näkökulmasta levinneisyyden rajat syntyvät, kun levinneisyyttä rajoittavat abioottiset ja/tai bioottiset tekijät vaikuttavat lajin levinneisyysalueen reuna-alueilla esiintyvien populaatioiden demografisiin prosesseihin kuten syntyvyyteen, kuolleisuuteen ja migraatioon siten, etteivät populaatiot pysty leviämään pysyvästi niiden rajojen toiselle puolen. Jo pienetkin muutokset abioottisissa tai bioottisissa tekijöissä voivat vaikuttaa merkittävästi levinneisyysrajojen syntyyn, jos ne vaikuttavat keskeisellä tavalla populaatioiden demografisiin prosesseihin (Gaston 2003). Populaatiodynamiikka voi saada aikaan myös sen, että laji voi esiintyä epäsuotuisissa ympäristöissä lähde–nielu-dynamiikan ansiosta tai puuttua suotuisista habitaateista leviämisrajoitteiden takia.

Populaatiotasolla levinneisyyden rajat voivat muodostua, kun paikallisten sukupuuttojen määrässä, kolonisaatioiden määrässä tai habitaattien saatavuudessa on eroja (Holt et al. 2005). Paikalliset sukupuutot voivat olla seurausta lajin ekolokeron asettamista rajoista esimerkiksi kuolleisuuden kasvaessa ympäristögradientin mukana, populaatioiden demografisesta stokastisuudesta ja pienistä populaatiokoista, tai ympäristön temporaalisesta vaihtelevuudesta ja ääri-ilmiöistä. Kolonisaatioaste voi puolestaan laskea lajin levinneisyyden reuna-alueilla paikallisen runsauden vähentyessä, jolloin potentiaalisia migrantteja on määrällisesti vähemmän, tai jos ympäristöolosuhteet muuttuvat gradientin mukana siten, että leviäminen laikusta toiseen vaikeutuu tai muuttuu mahdottomaksi (Gaston 2003, 2009). On myös mahdollista, ettei suotuisia habitaatteja ole riittävästi saatavilla levinneisyyden reuna-alueilla, vaikka ympäristöolosuhteet olisivatkin muuten suotuisat (Holt et al. 2005).

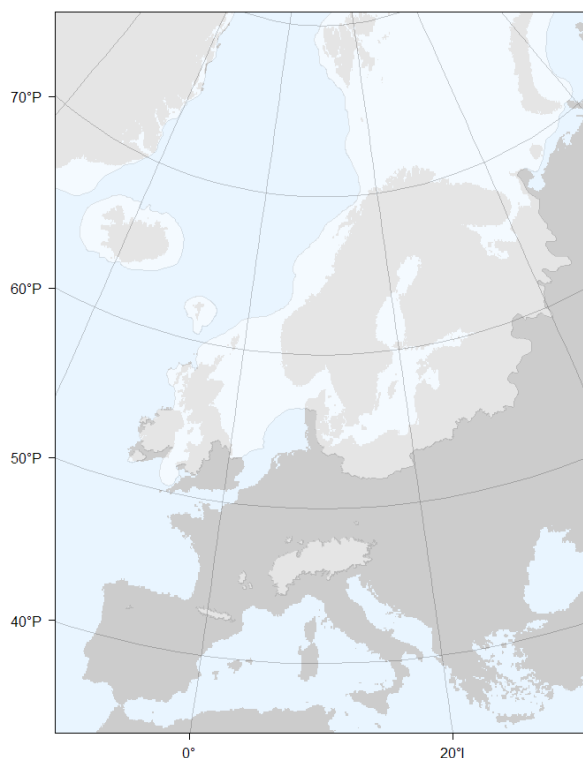
Dispersaali voi mahdollistaa populaatioiden esiintymisen alueilla, missä ympäristöolosuhteet eivät ole suotuisat ja populaatio kuolisi sukupuuttoon ilman jatkuvaa immigraatiota. Tällaisissa tapauksissa puhutaan lähde–nielu-populaatiodynamiikasta, missä yksi tai useampi suotuisalla alueella esiintyvä ja positiivisen populaation kasvun omaava lähdepopulaatio pitää epäsuotuisalla alueella esiintyvän ja negatiivisen populaation kasvun omaavan nielupopulaation elossa (Pulliam 2000; Holt et al. 2005). Nielupopulaatioiden takia ei voida aina automaattisesti olettaa, että jos laji esiintyy jollain alueella, on kyseisen alueen olosuhteiden oltava sille suotuisat. Pulliamin (2000) mukaan kun dispersaali on suurta, laji voi esiintyä useammin epäsuotuisassa ympäristössä verrattuna tilanteeseen missä dispersaali on vähäistä, ja vastaavasti vähäinen dispersaali johtaa siihen, etteivät kaikki suotuisat alueet ole kolonisoituja. Vähäisen dispersaalin lisäksi laji voi puuttua suotuisista elinympäristöistä myös esimerkiksi demografisen stokastisuuden, kokonaisuudessaan pienten populaatiokokojen tai ympäristön stokastisuuden takia, tai jos ympäristöolosuhteet muuttuvat nopeammin kuin mitä laji pystyy kolonisoimaan uusia alueita (Pulliam 2000).

## 4. Jääkaudet

### 4.1 Jääkausimaksimit

Maapallon ilmasto on ollut vaihteleva koko sen historian ajan ja kylmemmät glasiaali- ja lämpimämmät interglasiaalikaudet ovat vuorotelleet pitkin kvartaarikautta. Viimeisin jääkausijakso sijoittuu pleistoseenin loppupuolelle noin 110–11,7 ka, mutta tämäkin ajanjakso on pitänyt sisällään sekä leudompia että kylmempiä vaiheita. Viimeisimmän jääkausijakson kylmimmät ajanjaksot ja nk. jääkausimaksimit sijoituivat vaiheisiin MIS 4 (n. 71–57 ka) ja MIS 2 (n. 29–11,7 ka), ja globaali jääkauden maksimi eli LGM (*Last Glacial Maximum*) on sijoitettu MIS 2 vaiheeseen ajanjaksollisesti hetkeen 21 ka tai vastaavasti vuosien 23–19 ka välille (Ehlers et al. 2011; Hughes et al. 2013). Koska LGM:llä ei ole virallista stratigrafista määritelmää, voi sen ajoitus kuitenkin vaihdella käytetystä menetelmästä, alueesta ja tutkimuksesta riippuen. Globaali LGM kuvaa ajankohtaa, jolloin jäätiköiden volyymi on ollut suurimmillaan ja merenpinta alimmillaan, eikä niinkään jäätiköiden laajuuden huippukohtaa. LGM:n aikaan merenpinnan on arvioitu olleen globaalisti keskimäärin 120–135 m nykyistä alempana (Clark & Mix 2002; Clark et al. 2009).

Tutkimukset ovat osoittaneet, että eri alueilla ja eri vuoristoissa jäätiköt saavuttivat maksimilaajuutensa eri aikoina ja useilla alueilla selvästi ennen globaalia LGM:ää (Ehlers et al. 2011; Hughes et al. 2013). Esimerkiksi Euroopassa ja Pohjois-Amerikassa monilla alueilla jäätiköityminen oli laajimmillaan LGM:n aikoihin, kun taas Aasiassa jäätikkömaksimit MIS 2:n aikaan olivat ennemminkin poikkeus kuin sääntö. On kuitenkin kiistatta selvää, että MIS 2:n aikaan jäätiköityminen oli merkittävää etenkin pohjoisella pallonpuoliskolla (Clark et al. 2009). Euroopassa LGM:n aikaan paksu mannerjäätikkö peitti Fennoskandian ja levittäytyi aina Keski-Eurooppaan ja Britteinsaarille asti, minkä lisäksi eri puolilla Eurooppaa esiintyi



vuoristojäätiköitä, joista laajimmat olivat Alpeilla (kuva 3; Ehlers et al. 2011; Hughes et al. 2013). Eteläinen Eurooppa pysyi pääosin jäästä vapaana, vaikka vuoristojäätiköitä esiintyi sielläkin. Kuitenkin esimerkiksi Italian Apenniineilla jäätiköityminen oli laajimmillaan jo hieman ennen LGM:ää ja mahdollisesti myös Pyreneillä (Ehlers et al. 2011; Hughes et al. 2013).

Kuva 3. Jäätiköiden laajuus Euroopassa LGM:n aikaan noin 21 ka (Ehlers et al. 2011). Kuvasta poiketen todellisuudessa myös merenpinta on ollut nykyistä alempana.

## 4.2 Ilmasto ja kasvillisuus

Jääkaudesta ilmastoa ja kasvillisuutta on tutkittu ja mallinnettu hyödyntämällä etenkin siitepöly- ja kasvifossiileja. Euroopan LGM:n aikainen ilmasto on poikennut merkittävästi nykyisestä ollen kylmempi ja kuivempi, joskin lämpötilamuutosten on havaittu olleen suurempia talvi- kuin kesälämpötiloissa ja viilenemisen olleen suurempaa pohjoisessa kuin etelässä (Braconnot et al. 2007; Bartlein et al. 2011). On myös havaittu, että keskisessä Euroopassa viileneminen on luultavasti ollut suurempaa lännempänä kuin idässä Karpaattien alueella (Heyman et al. 2013). Kylmimmät ilmasto-olosuhteet ovat olleet pohjoisemmilla alueilla mannerjäätikön tuntumassa, leudoimmat Välimeren alueella.

Yleisellä tasolla nykyaikaan verrattuna LGM:n aikaiset kasvillisuusvyöhykkeet ovat heijastaneet viileämpiä ja kuivempia olosuhteita yhdistettynä alhaisempiin CO<sub>2</sub>-tasoihin ja Euroopassa tämä on tarkoittanut metsien vähenemistä ja muutoksia avointen kasvillisuustyyppien esiintymisessä (Wu et al. 2007; Janská et al. 2017). LGM:n aikaisen maiseman on arveltu olleen Alppien pohjoispuolella pääosin avointa ja puutonta, heinistä ja pensaista koostuvaa tundrakasvillisuutta, joskin nykykäsityksen mukaan keskisessä ja itäisessä Euroopassa on todennäköisesti esiintynyt puita ainakin laikuittaisesti ja alhaisilla tiheyksillä koko jääkauden ajan (Willis & van Andel 2004; Svenning et al. 2008; Allen et al. 2010; Tzedakis et al. 2013; Helmens 2014; Janská et al. 2017). Alppien pohjoispuolella puiden on arveltu olleen suurelta osin boreaalisia, kun taas temperaattiset lajit olisivat pääasiassa rajoittuneet Euroopan eteläisiin osiin. Huomionarvoista on, että temperaattisia puita on voinut esiintyä pohjoisemmassakin, mutta lähinnä eristyneissä ilmastollisesti suotuisissa mikrerefugioissa (Juříčková et al. 2014; Lafontaine et al. 2014; Magyari et al. 2014). Välimeren alueella kasvillisuus on todennäköisesti ollut ruohovoittoista aroa, missä metsiä, sekä boreaalisista että temperaattisista lajeista koostuvia, on esiintynyt laikuittain (Svenning et al. 2008; Janská et al. 2017). Vertailua nykyisten ja LGM:n aikaisten ilmasto- ja kasvillisuustyyppien välillä vaikeuttaa se, ettei kaikille ilmasto- ja kasvillisuustyypeille löydy vastinetta toisesta ajankohdasta (Janská et al. 2017; Li et al. 2018).

#### 4.3 Refugiat

Lajien levinneisyydessä tapahtuu usein muutoksia ajan kuluessa, ja tähän liittyen levinneisyysalueet voivat vuoroin laajentua ja vuoroin supistua riippuen kulloinkin vallitsevista olosuhteista ja siitä, miten lajit reagoivat elinympäristönsä muutoksiin (Graham et al. 1996; Williams et al. 2004; Stewart 2008). Lajin kannalta ilmastollisesti epäsuotuisina aikoina populaatiot voivat siirtyä alkuperäisiltä esiintymisalueiltaan toisille alueille ja keskittyä nk. refugioihin, mistä ne voivat taas levittäytyä laajemmalle olosuhteiden muuttuessa suotuisammiksi (Bennett & Provan 2008; Ashcroft 2010; Stewart et al. 2010). Refugiassa lajin elinympäristön kokonaispinta-ala on rajoittuneempi kuin suotuisempina aikoina, mutta elinolosuhteiltaan se muistuttaa lajin alkuperäisen esiintymisalueen olosuhteita tai on muuten lajille suotuisa, ja mahdollistaa täten lajin pidempiaikaisen selviytymisen alueella. Eri lajien toisistaan poikkeavien ekologisten ominaisuuksien takia refugiat voivat sijaita eri lajeilla



maantieteellisesti täysin eri alueilla, mutta myös täysin eri aikoina. Refugia voidaankin määritellä esimerkiksi sen maantieteellisen sijainnin mukaan joko pohjoiseksi tai eteläiseksi, tai ajallisen ulottuvuuden mukaan joko glasiaaliseksi tai interglasiaaliseksi. Jääkaudenaikaiset glasiaaliset refugiat ovat pääasiassa olleet temperaattisten, lämpimämpään ilmastoon sopeutuneiden lajien pakopaikkoja etelässä, kun taas interglasiaalin aikaiset refugiat sijaitsevat pohjoisessa ja niitä asuttavat kylmempään sopeutuneet lajit (Stewart et al. 2010). Populaation selviytymisen näkökulmasta refugian kelpoisuuteen vaikuttaa ilmaston lisäksi sen koko, saavutettavuus ja pysyvyys, saatavilla olevat resurssit ja habitaatit sekä alueen muu eliöyhteisö.

Refugioiden yhteydessä voidaan puhua myös mikrorefugioista, jotka ovat kooltaan perinteisiä (makro)refugioita pienempiä ja eristyneempiä, mikroilmastoltaan suotuisia habitaattilaikkuja keskellä epäsuotuisaa ympäristöä (Rull 2009; Hylander et al. 2015). Tällaiset olosuhteet ovat mahdollisia esimerkiksi topografialtaan heterogeenisessä ympäristössä kuten vuoristoisilla alueilla. Mikrorefugioiden tapauksessa paikallinen ilmasto on alueellista ilmastoa merkityksellisempi ja mikrorefugioiden ilmastotrendien tulisikin olla erillisiä alueellisista ilmastotrendeistä, jotta mikrorefugiat olisivat pysyviä ja voisivat ylipäättään toimia refugioina (Dobrowski 2011; Hylander et al. 2015). Lajien erilaisista ekologisista ominaisuuksista ja levinneisyyttä rajoittavista tekijöistä johtuen toiset lajit pystyvät hyötymään mikrorefugioista paremmin kuin toiset.

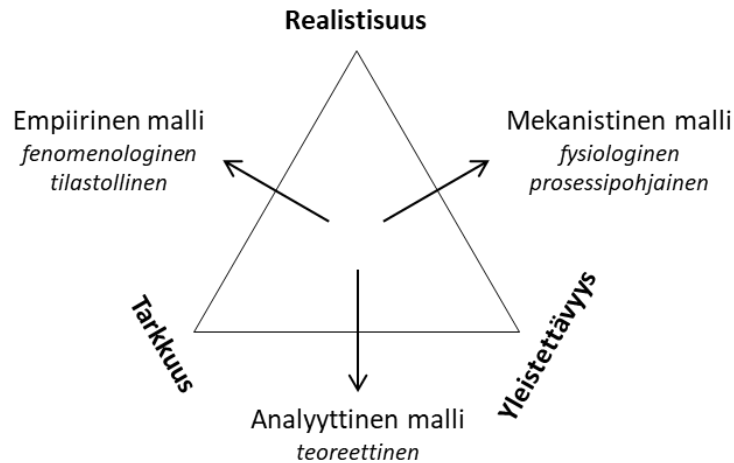
Perinteisesti on ajateltu, että Euroopassa viimeisimmän jääkauden ja etenkin LGM:n aikaisina refugioina ovat toimineet pääosin Iberia, Apenniinien niemimaa sekä Balkan, mistä lajit ovat lähteneet leviämään kohti pohjoista, kun ilmasto on alkanut taas lämmetä ja jäätiköt vetäytyä (Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999). Sitten tutkimukset ovat kuitenkin antaneet vahvoja viitteitä ja todisteita siitä, että monien lajien levinneisyysalueet eivät ole olleet näin rajoittuneita ja että myös eteläisten niemimaiden ulkopuolella on ollut eri lajeille ympäristöolosuhteiltaan suotuisia pohjoisia refugioita tai mikrorefugioita (Stewart & Lister 2001; Sommer & Nadachowski 2006; Bhagwat & Willis 2008; Provan & Bennett 2008; Schmitt & Varga 2012; Pedreschi et al. 2019). Kyseisten alueiden on ajateltu olleen sopivia etenkin kylmyyttä sietäville boreaalisille lajeille, mutta fossiililöytöjen ja genetiikan perusteella on todennäköistä, että myös jotkin temperaattiset lajit ovat voineet selvitä pohjoisissa refugioissa, esimerkiksi Etelä-Ranskassa ja Karpaattien alueella. Pohjoisten refugioiden on suurimmaksi osaksi ajateltu olleen nimenomaan laikuittaisesti sijainneita eri lajeille suotuisia mikrorefugioita laajojen ja yhtenäisten elinalueiden sijaan, mutta myös lajin ekologiset ominaisuudet ovat vaikuttaneet

siihen, kuinka hajanaisia tai yhtenäisiä pohjoisen refugiat ovat käytännössä olleet. Esimerkiksi jos kylmänkestävyys on päätekijänä mahdollistanut toisten lajien säilymisen pohjoisilla alueilla, ei kyseisille lajeille sopivat refugiat ole siten välttämättä sijainneet niin laikuittaisesti kuin aiemmin on luultu. Toisaalta esimerkiksi kylmiin olosuhteisiin sopeutuneiden boreaalisten ja etenkin arktisten lajien tapauksessa ei välttämättä voida edes puhua jääkautisista refugioista, sillä kyseisille lajeille suotuisat alueet ovat todennäköisesti olleet jopa laajempia kuin nykyään (Bhagwat & Willis 2008; Stewart et al. 2010).

## 5. Lajien levinneisyysmallinnus

Lajien levinneisyyden kuvaamisessa ja ennustamisessa hyödynnetään usein empiirisiä lajilevinneisyysmalleja (*Species Distribution Models*, SDMs), joissa lajien kenttähavainnot yhdistetään erilaisiin ympäristömuuttujiin. Tilastollisten ja/tai mekanististen menetelmien avulla arvioidaan lajien levinneisyysalueita määritteleviä päätekijöitä sekä pyritään arvioimaan lajeille suotuisia elinolosuhteita joko ajassa ja/tai tilassa yhdistelemällä lajien nykyisiä esiintymistietoja tämän hetken elinolosuhteisiin (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005; Elith & Leathwick 2009; Araújo & Peterson 2012). Perusperiaate on, että kun lajin nykyinen levinneisyys ja ekologia tunnetaan tarpeeksi hyvin, voidaan näiden tietojen pohjalta tehdä ennusteita ja olettamuksia siitä, millaisissa olosuhteissa laji pystyy elämään ja lisääntymään sekä mistä tällaisia alueita löytyy. Käytännössä lajien havaittavat esiintymiskuviot ovat kuitenkin monen tekijän summa, ja tämän takia hyväkin malli on aina yksinkertaistus todellisuudesta. Tutkimuksen tavoitteen mukaan malli voi olla realistinen, tarkka tai yleistettävä, mutta ei kaikkia näitä samaan aikaan (kuva 4; Guisan & Zimmermann 2000). Lisäksi haasteena tilastollisissa malleissa on erottaa kausaaliset vaikutukset korrelaatioista.

Levinneisyysmallinnuksessa on otettava huomioon monia epävarmuustekijöitä, jotka voivat liittyä mallien koeasetelmiin, mallien perusolettamuksiin, aineistojen laatuun ja tarkkuuteen, muuttujien valintaan, mallien rakentamiseen ja mallinnusmenetelmiin sekä mallien arviointiin. Mallinnuksen yhteydessä olisi aina syytä pohtia myös sitä, ovatko saadut tulokset ekologisesti järkeviä ja ovatko valitut muuttujat sellaisia, jotka todellisuudessa rajoittavat mallinnettavan lajin esiintymistä tutkimuksessa käytetyllä mittakaavalla ja maantieteellisellä alueella.



Kuva 4. Mallien rakentamisessa voidaan painottaa realistisuutta, tarkkuutta tai yleistettävyyttä, mutta ei kaikkia kolmea samaan aikaan. Perinteisesti lajilevinneisyysmallit ovat olleet luonteeltaan empiirisiä, jolloin painotetaan realistisuutta ja tarkkuutta yleistettävyyden kärsiessä. Mekanistiset mallit ovat puolestaan realistisia ja yleistettäviä, kun taas analyttiset mallit ovat tarkkoja ja yleistettäviä. Mukaillen Guisan & Zimmermann (2000).

## 5.1 Levinneisyysmallinnuksen perusolettamuksia

Levinneisyysmallinnus pitää sisällään olettamuksia, joista toiset pohjautuvat ekologiaan ja toiset ovat ennemminkin käytännön syistä syntyneitä työolettamuksia (Araújo & Peterson 2012). Etenkin perinteisen kausaalisen levinneisyysmallinnuksen taustalla on usein käsitys ekolokerosta, missä lajin esiintymiseen ja asemaan ympäristössä vaikuttavat sen ominaisuudet, tarpeet ja rajoitteet. Hutchinsonilainen ajatus ekolokerosta n-ulotteisena hypervolyymina, missä eri ulottuvuudet kuvaavat lajille biologisesti tärkeitä ja riippumattomia ympäristöolosuhteita ja resursseja, joiden kokonaisuudesta muodostuu moniulotteinen tila ja jonka sisällä olosuhteet sallivat lajin kasvun ja lisääntymisen, on perinteisesti ollut levinneisyysmallinnuksessa keskeisessä osassa, mutta saanut osakseen myös kritiikkiä (Pulliam 2000; Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Guisan 2006). Esimerkiksi Soberón (2007) on esittänyt, että levinneisyysmallinnuksessa olisi ehkä olennaisempaa erottaa grinnellialainen ja eltonialainen ekolokerokäsitys toisistaan hutchinsonilaisen fundamentaalisen ja realisoituneen ekolokeron sijaan. Ekolokerosta puhuttaessa on myös syytä erottaa maantieteellinen ja ympäristöllinen tila toisistaan: maantieteellistä levinneisyysaluetta kuvataan kaksi- tai kolmiulotteisesti, kun taas ekologinen ympäristöllinen tila on moniulotteisempi (Elith & Leathwick 2009; Peterson et al. 2011). Lajit ovat läsnä samaan aikaan kummassakin, mutta laaja-alainen levinneisyysmallinnus tapahtuu nimenomaan

maantieteellisessä tilassa. Voidaankin sanoa, että lajin maantieteellinen levinneisyys on sen moniulotteisen ekolokeron ilmentymä. Ekolokeron oletetaan myös säilyvän samana ajan kuluessa ja olosuhteiden muuttuessa. Jos lajin ekolokerossa kuitenkin tapahtuu muutoksia, se heikentää mallin siirrettävyyttä. Suhteellisen lyhyillä ajanjaksoilla evolutiiviset ekolokeromuutokset ovat epätodennäköisempiä kuin pidemmällä ajanjaksoilla (Martínez-Meyer et al. 2004; Peterson 2011; Svenning et al. 2011), mutta se ei sulje pois mahdollisia muutoksia realisoituneessa ekolokerossa. Lajin realisoitunut ekolokero kattaakin usein vain osan sen fundamentaalisesta ekolokerosta, jonka eri osat realisoituvat eri ajankohtina (Nogués-Bravo 2009; Veloz et al. 2012; Maiorano et al. 2013).

Hyvin usein levinneisyysmallinnuksessa hyödynnetään ilmastomuuttujia, jolloin perusolettamuksena on lajien ja ilmaston välinen tasapaino, toisin sanoen laji esiintyy kaikilla sille ilmastollisesti suotuisilla alueilla ja vastaavasti puuttuu kaikilta epäsuotuisilta alueilta (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005). Oletus ei kuitenkaan ole ongelmaton, sillä käytännössä lajit eivät useinkaan asuta kaikkia niille ilmastollisesti suotuisia alueita esimerkiksi leviämisrajoitteista tai alueen bioottisista interaktioista johtuen (Svenning & Skov 2004; Araújo & Pearson 2005; Araújo & Luoto 2007; Normand et al. 2011; Baselga et al. 2012; Wisz et al. 2013; Di Marco & Santini 2015). Jos lajin esiintyminen ja ilmasto eivät ole tasapainossa tai edes lähellä sitä, voivat ilmastomuuttujiin perustuvat levinneisyysmallit antaa vääristyneitä tuloksia (Nogués-Bravo 2009). Siinäkin tapauksessa, että tutkimukset vihjaisivat lajin levinneisyyden olevan tasapainossa ilmaston kanssa, ei levinneisyysmallin siirtäminen ajassa tuota silti aina realistisia tuloksia (Varela et al. 2009). Tämä voi johtua esimerkiksi siitä, ettei lajin nykyinen levinneisyys mahdollista kaikkien lajille suotuisten ympäristöolosuhteiden arvioimista.

## 5.2 Malleissa käytettävä lajiaineisto ja mallin muuttujien vaikutus

Mallien tulokset ovat luonnollisesti herkkiä käytetyn aineiston harhaisuudelle ja aineiston laadun ja tarkkuuden parantaminen auttaa vähentämään myös levinneisyysmallien epävarmuuksien määrää (Lobo 2008; Lahoz-Monfort et al. 2014). Normaalisti mallien tarkkuus paranee otoskoon kasvaessa (Hernandez et al. 2006; Guisan et al. 2007; Wisz et al. 2008; van Proosdij et al. 2016), mutta kuitenkin jopa suhteellisen harvoillakin havainnoilla on pystytty luomaan käyttökelpoisia malleja, ja vastaavasti tietyn rajan jälkeen havaintojen

määrällä ei pystytä enää parantamaan mallin suoritusta. Pienten otoskoiden kanssa mallien vaihtelevuus on kuitenkin suurempaa kuin suuremmilla otoskoilla (Wisn et al. 2008), ja jos havaintoja on vain vähän, pahimmassa tapauksessa yksittäiset virheet voivat korostua ja vääristää tuloksia. Lisäksi mallinnettavien lajien ekologisten ominaisuuksien ja maantieteellisten piirteiden on havaittu vaikuttavan osaltaan levinneisyysmallien suoriutumiseen (Segurado & Araújo 2004; Luoto et al. 2005; Guisan et al. 2007; McPherson & Jetz 2007; Marmion et al. 2009b).

Mallin tuotos on ensisijaisesti seurausta siihen valittavista muuttujista sekä selittävien ja vastemuuttujien välisistä suhteista. Vahvoja ympäristön trendejä on helpompi mallintaa kuin heikkoja ja toiset menetelmät kykenevät siihen paremmin kuin toiset (Elith & Graham 2009). Kiinnittämällä huomiota valittaviin muuttujiin, niiden ominaisuuksiin ja korrelaatioihin, mallien suoritusta voidaan parantaa (Guisan & Zimmermann 2000; Austin 2007; Braunisch et al. 2013; Barbet-Massin & Jetz 2014; Jarnevich et al. 2015). Jos mallista puuttuu jokin olennainen muuttuja, sekä mallin suoritus että sen siirrettävyys kärsivät (Duncan et al. 2009). Toisaalta, jos muuttujia on liikaa, ne ovat tarpeettomia tai päällekkäisiä, se voi johtaa mallin ylisovittamiseen ja sitä kautta vähentää parametrien arvioinnin tarkkuutta (Heikkinen et al. 2006). Levinneisyysmalleissa tulisikin käyttää vain ekologisesti oleellisia ja mieluiten lajien levinneisyyttä suoraan rajoittavia muuttujia ylimääräisten virhelähteiden vähentämiseksi (Guisan & Zimmermann 2000; Austin 2007; Petitpierre et al. 2017).

### 5.3 Mallien rakentaminen

Levinneisyysmallinnuksessa käytettyjä mallinnusmenetelmiä ovat erilaiset regressiopohjaiset menetelmät, koneoppimiseen perustuvat tekniikat sekä geometriseen havainnointiin pohjaavat tavat (Elith et al. 2006; Heikkinen et al. 2006; Franklin 2010). Mallien rakentamisessa erilaiset tekniikat tuottavat erilaisia tuloksia jopa samoja muuttujia käytettäessä ja myös saman menetelmän erilainen toteutus voi johtaa tulosten vaihtelevuuteen, minkä takia monet tutkimukset alleviivaavat mallinnusmenetelmien merkitystä yhtenä epävarmuuden lähteenä (Segurado & Araújo 2004; Elith et al. 2006; Lawler et al. 2006; Pearson et al. 2006; Guisan et al. 2007; Heikkinen et al. 2012; Qiao et al. 2015; Beaumont et al. 2016). Vaihtelevuus tulee esille esimerkiksi siinä, että toisilla menetelmillä on tapana tuottaa enemmän komissiovirheitä (väärä positiivinen), kun taas toisilla omissiovirheitä (väärä negatiivinen) (Lawler et al. 2006).

Vaihtelevuus on seurausta siitä, että eri menetelmät käyttävät laskelmissaan erilaisia oletuksia, matemaattisia algoritmeja ja säätöarvoja, ja kaikki tekniikat käyttäytyvät eritavoin myös ekstrapoloidessa (Elith & Graham 2009; Merow et al. 2014). Ekstrapolointiin liittyvät epävarmuudet olisikin syytä ottaa huomioon, kun mallia käytetään eri ajassa tai paikassa, missä ympäristöolosuhteet ovat mallin kalibrointiin käytettyjen arvojen ulkopuolella tai täysin uusia yhdistelmiä (Elith & Graham 2009; Elith et al. 2010; Owens et al. 2013; Qiao et al. 2019). Eroja mallinnusmenetelmien suoritusten välille voi syntyä lisäksi niiden aineistovaatimusten takia toisten menetelmien käyttäessä ainoastaan lajien esiintymistietoja ja toisten sekä esiintymis- että poissaolotietoja. Koska jokaisella mallinnusmenetelmällä on vahvuutensa ja heikkoutensa, on käytännössä mahdotonta valita yhtä selkeästi parasta menetelmää kaikkia tutkimuskysymyksiä ja aineistoja silmällä pitäen.

Muita huomioon otettavia tekijöitä ovat lajien ja ympäristömuuttujien spatiaalinen ja temporaalinen autokorrelaatio, jotka ovat yleisiä alueellisissa järjestelmissä ja joilla voi olla vaikutusta mallinnuksen onnistumiseen (Segurado et al. 2006; Dormann et al. 2007; Crase et al. 2014) sekä tutkimuksessa käytettävä resoluutio, joka riippuu sekä tutkimuskohteesta, tutkimuksen tavoitteista, että käytettävissä olevasta aineistosta.

### 5.3.1 Koontimenetelmät

Eri mallinnusmenetelmien tuottaessa erilaisia tuloksia täysin samaakin aineistoa käytettäessä tutkijat ovat kokeilleet yhdeksi ratkaisuksi nk. koontimenetelmiä (Araújo & New 2007). Koontimenetelmien tavoitteena on saavuttaa luotettavampia mallinnustuloksia yhdistämällä monet yksittäiset mallit yhdeksi uudeksi malliksi, jota sitten käytetään ennusteiden tekoon. Koontimalleissa voi olla eroja sen suhteen, miten ne on muodostettu (esim. Araújo & New 2007; Marmion et al. 2009a; Zhu & Peterson 2017), mutta periaatteena on, että kun erilaisten mallien toisistaan poikkeavat ennusteet yhdistetään, lopputuloksena on malli, joka tuottaa pienemmän keskivirheen kuin mikään malli yksinään. Koontimenetelmät eivät välttämättä takaa kaikkein tarkinta tulosta, mutta ainakin ne tarjoavat kaikkein varovaisimman arvion tasaamalla ääripäitä. On havaittu, että huolellisesti tehtynä koontimenetelmillä voidaan parantaa levinneisyysmallinnuksen tarkkuutta, koska yksittäisten ennusteiden epävarmuudet ja vääristymät vähenevät (Araújo et al. 2005b; Marmion et al. 2009a; Grenouillet et al. 2011; Liu et al. 2019). Tämä kuitenkin vaatii, että koontimalleihin käytetään vain riittävän korkean

ennustustarkkuuden ja virheettömyyden omaavia yksittäisiä malleja, sillä koontimallit eivät ole automaattisesti parempia kuin yksittäiset mallit (Crimmins et al. 2013; Hao et al. 2020). Montaa huonoa yksittäistä mallia yhdistämällä ei saada aikaan yhtä hyvää uutta mallia ja näin ollen hyvät koontimallit ovat riippuvaisia hyvistä yksittäisistä malleista.

### 5.3.2 Binääristen esiintymiskarttojen teko

Levinneisyysmallinnuksen tuotoksena syntyy elinympäristön soveltuvuudesta lajille kertovia karttoja. Nämä todennäköisyydet esitetään jatkuvalla asteikolla nollasta yhteen, mutta ne voi olla tarpeen muuttaa binäärisiksi 1/0-kartoiksi, jotka näyttävät selkeästi missä lajia ennustetaan tavattavan ja vastaavasti miltä alueilta lajin ennustetaan puuttuvan. Kynnysarvon valinnalla, jonka perusteella sijainnit määritellään joko suotuisiksi tai epäsuotuisiksi, on suuri merkitys, sillä eri kynnysarvot voivat tuottaa huomattavan erilaisia arvioita suotuisista ja epäsuotuisista alueista (Pearson et al. 2004; Nenzén & Araújo 2011). Monesti kynnysarvojen valinta perustuu väärien positiivisten ja väärien negatiivisten suhteisiin ja siihen, miten mallinnettu esiintymiskartta olisi mahdollisimman objektiivinen (Liu et al. 2005; Jiménez-Valverde & Lobo 2007; Liu et al. 2013). Tosin, toisinaan tutkimuksen tavoitteen kannalta voi myös olla perusteltua haluta painottaa jompaa kumpaa virhetyyppiä toista enemmän, mikä voi vaikuttaa kynnysarvon valintaan. Näiden valintojen tulisi kuitenkin aina olla tietoisia.

### 5.4 Mallien arviointi

Mallin arviointi riippuu aina ensisijaisesti sen käyttötarkoituksesta. Arvioinnin tarkoituksena on tarkastella, miten hyvin malli pystyy täyttämään sille asetetut vaatimukset ja käytännössä tämä tarkoittaa usein mallin selitys- ja ennustuskyvyn arviointia. Kuitenkin myös muut kriteerit, kuten ekologinen realismi, virheiden maantieteellinen jakautuminen ja mallin uskottavuus, ovat tärkeitä. Yleisesti ottaen mallin arviointi on hankalaa etenkin silloin, jos sillä pyritään ennustamaan tilanteita joita ei ole vielä tapahtunut tai jotka on dokumentoitu huonosti.

Mallien arviointiin on olemassa useita erilaisia menetelmiä (Fielding & Bell 1997; Liu et al. 2011), joista osa soveltuu mallien kalibroinnin arviointiin ja osa mallien kykyyn erottaa oikeat ja väärät havainnot toisistaan (Lawson et al. 2014). Arviointimenetelmissä on eroja myös sen suhteen vaativatko ne arviointiin binäärisiä ennusteita tai kuinka herkkiä ne ovat prevalenssin

suhteen. Mallien arvioinnin tärkeyden takia myös itse arviointimenetelmät ovat saaneet osakseen runsaasti huomiota (Allouche et al. 2006; Lobo et al. 2008; Peterson et al. 2008; Jimenéz-Valverde 2012; Bennett et al. 2013; Jimenéz-Valverde et al. 2013; Lawson et al. 2014; Somodi et al. 2017; Leroy et al. 2018).

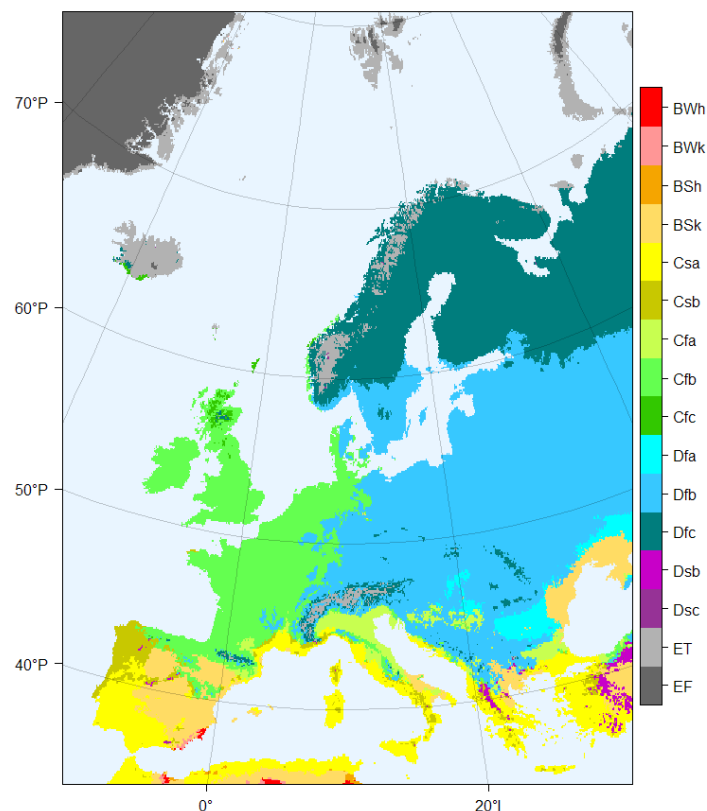
Ihanteena on, että malli pystytään kalibroimaan omalla aineistolla ja arvioimaan täysin erillisellä ja itsenäisellä evaluointiaineistolla. Usein aineiston rajallisuuden takia tämä on kuitenkin mahdotonta ja siksi samaa aineistoa joudutaan käyttämään sekä kalibrointiin että evaluointiin, esimerkiksi aineiston jakamista tai ristiinvalidointia hyödyntäen (Franklin 2010). Tällaisen todellisuudessa osittain epäitsenäisen evaluointiaineiston ongelmana on, että ekologisessa aineistossa yleisen spatiaalisen ja temporaalisen autokorrelaation vuoksi se tuottaa arvioinnissa optimistisempia tuloksia kuin aidosti itsenäinen aineisto ja mallia voidaan erehtyä pitämään parempana kuin mitä se todellisuudessa on (Araújo et al. 2005a; Dobrowski et al. 2011; Roberts & Hamann 2012; Bahn & McGill 2013; Hao et al. 2020). Tällöin malli ei todellisuudessa pystykään ennustamaan itsenäisiä tilanteita niin hyvin kuin arvioinnin perusteella voisi ehkä olettaa. Levinneisyysmallinnukseen liittyy usein myös tavoite ennustaa tilanteita toiseen aikaan tai paikkaan ja tällöin on syytä ottaa huomioon, ettei hyvä mallinnusmenestys kalibraatioaineiston suhteen ole automaattisesti tae mallin hyvästä siirrettävyydestä (Dobrowski et al. 2011; Heikkinen et al. 2012; Roberts & Hamann 2012; Crimmins et al. 2013; Qiao et al. 2019).

Levinneisyysmallinnuksessa mallien arvioinnissa on lisäksi spatiaalinen ulottuvuus, mikä voi tulla esille esimerkiksi mallien virheiden keskittymisenä joillekin tietyille maantieteellisille alueille (Lawler et al. 2006; Hanspach et al. 2011). On myös mahdollista, että kahden mallin tarkkuusarviot ovat hyvin samanlaiset, mutta ne voivat silti tuottaa hyvin erilaisia spatiaalisia ennusteita (Syphard & Franklin 2009; Franklin 2010; Beaumont et al. 2016).



## 6. Tutkimusalue

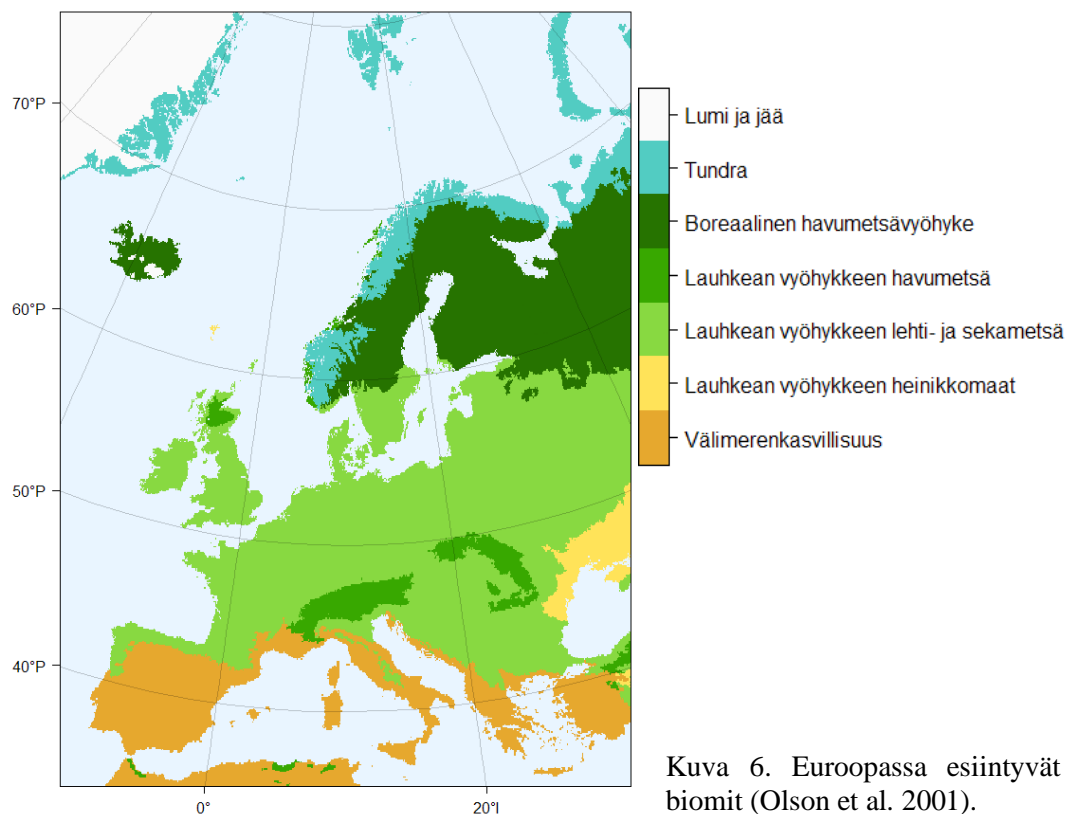
Tutkimusalueena on Eurooppa pituuspiiristä 35° I länteen Azoreita, Madeiraa, Kanariansaaria ja Kyprosta lukuun ottamatta. Ominaista Euroopan maantieteelle ovat vesistöjen ympäröimät niemimaat ja suhteellisen pienillä alueilla topografialtaan vaihtelevat pinnanmuodot. Euroopan ilmastossa on havaittavissa kaksi gradienttia: kylmästä pohjoisesta lämpimään etelään ja länsirannikon merellisestä ilmastosta kohti itäisen Euroopan mannerilmastoa. Köppen-Geigerin ilmastoluokituksen (Beck et al. 2018) mukaisesti pohjoisessa ja itäisessä Euroopassa vallitsevat lumi-ilmastot, läntisessä Euroopassa lauhkeat ilmastot ja eteläisessä Euroopassa välimerenilmasto ja aroilmasto (kuva 5; taulukko 1). Luontonsa puolesta Eurooppa on hyvin monimuotoista aluetta ja alueelta löytyy niin tundraa, vuoristoja, boreaalista havumetsää, lauhkeaa lehti-, seka- ja havumetsää, heinikkomaita kuin välimerellistä nahkealehtistä kasvillisuuttakin (kuva 6; Olson et al. 2001). Nisäkkäiden lajirunsaus on suurinta itäisessä Euroopassa ja Keski-Euroopan vuoristoisilla alueilla, pienintä taas Välimeren alueella ja Pohjois-Euroopassa (Fløjgaard et al. 2011). Endemisten lajien runsaus on suurinta Pyreneillä ja Alpeilla sekä niiden viereisillä alueilla.



Kuva 5. Köppen-Geigerin ilmastoluokituksen mukaiset ilmastotyypit Euroopassa (Beck et al. 2018). Selitteen ilmastotyyppien koodit on kirjattu taulukkoon 1.

Taulukko 1. Euroopasta tutkimusalueelta löytyvät ilmastotyyppit Köppen-Geigerin ilmastoluokituksen mukaan. Kaksikirjaiminen ilmastotyyppi kuvaa pääilmastoa lämpötilan ja kosteusolosuhteiden perusteella, tarkenne kuvaa ylimääräisiä lämpötilaolosuhteita.

Ilmastotyyppi	Tarkenne	Kuvaus
<b>BW</b>	h	Subtrooppinen aavikko
<b>Aavikkoilmasto</b>	k	Keskileveysasteiden aavikko
<b>BS</b>	h	Subtrooppinen aro
<b>Aroilmasto</b>	k	Keskileveysasteiden aro
<b>Cs</b>	a	Kuumakesäinen Välimerenilmasto
<b>Välimerenilmasto</b>	b	Lämminkesäinen Välimerenilmasto
<b>Cf</b>	a	Subtrooppinen kostea ilmasto
<b>Kosteanlauhkea ilmasto</b>	b	Lauhkea meri-ilmasto
	c	Subarktinen meri-ilmasto
<b>Df</b>	a	Kuumakesäinen mannerilmasto
<b>Kostea ja kylmätalvinen lumi-ilmasto</b>	b	Lämminkesäinen lumi-ilmasto
	c	Subarktinen lumi-ilmasto
<b>Ds</b>	b	Lämminkesäinen mannerilmasto
<b>Välimerenvaikutteinen mannerilmasto</b>	c	Subarktinen mannerilmasto
<b>ET</b>		Tundrailmasto
<b>Tundrailmasto</b>		
<b>EF</b>		Jäätikköilmasto
<b>Jäätikköilmasto</b>		



Kuva 6. Euroopassa esiintyvät terrestriset biomit (Olson et al. 2001).

## 7. Aineisto ja menetelmät

### 7.1 Lajiaineisto

Lajien havaintoaineisto on peräisin Societas Europaea Mammalogicalta (<http://www.european-mammals.org/>) ja samaisen aineiston pohjalta on koottu teos *Atlas of European Mammals* (Mitchell-Jones et al. 1999). Alkuperäinen lajiaineisto sisältää 194 eurooppalaisen nisäkäslajin esiintymistiedot binäärisessä 1/0-muodossa ruudukolla alueelta, joka sijoittuu Eurooppaan pituuspiiristä 32° I länteen. Ruudukon pohjana on käytetty UTM-projektiota ja MGRS-ruudukkoa ja se koostuu yhteensä 2 670 solusta. Yhden solun koko on keskimäärin 50 x 50 km, mutta pohjoisemmilla alueilla soluja on jouduttu yhdistelemään itä-länsi-suunnassa, minkä takia solujen leveys vaihtelee pohjoista kohti mentäessä 30 km ja 70 km välillä. Alkuperäisestä aineisto poistettiin solut, joissa maa-alan osuus koko solun pinta-alasta oli vähemmän kuin 10 %. Lisäksi Romanian alueen solut jätettiin pois, koska monien lajien havaintomäärät kyseisellä alueella poikkesivat merkittävästi viereisiin alueisiin nähden. Lopullisessa, mallinnukseen käytetyssä aineistossa oli 2 307 solua.

Tätä työtä varten alkuperäisestä lajiaineistosta poistettiin lepakot, vesinisäkkäät sekä lajit, jotka eivät ole natiiveja Euroopassa. Analyysiin ei myöskään otettu mukaan lajia *Mus musculus* (sis. alalajin *M. m. domesticus*), koska kyseisen lajin esiintymisellä on havaittu olevan vahva yhteys ihmisasutukseen (Musser et al. 2016). Esiintymistietoina huomioitiin alkuperäisen lajiaineiston läsnä-havainnot kuin myös oletetut esiintymiset (havaittu ennen vuotta 1970 eikä lajin häviämisestä ole todisteita), joita lajilla tuli olla yhteensä vähintään 10 kappaletta. Tämän tutkimuksen lopullisessa lajiaineistossa lajeja oli mukana 107 ja ne ovat listattuna liitteessä 1. Liitteessä on myös maininta, jos lajin nykyinen virallinen tieteellinen nimi poikkeaa aineistossa käytetystä.

Lajien levinneisyyttä tarkasteltiin suhteessa Köppen-Geigerin ilmastoluokitukseen (Beck et al. 2018), terrestriisiin biomeihin (Olson et al. 2001) ja IUCN (2020) tarjoamiin levinneisyys- ja habitaattitietoihin. Näiden tietojen pohjalta lajit jaoteltiin ekologisesti perusteltavissa oleviin ryhmiin. Lajien ryhmittelyn taustalla oli tavoite tutkia eroavatko nykyiseltä levinneisyydeltään eroavien lajiryhmien potentiaaliset jääkautiset levinneisyysalueet toisistaan ja jos eroavat, kuinka paljon.

## 7.2 Ympäristöaineisto

Levinneisyysmalleissa ilmastoaineistona käytettiin WorldClim-aineistoa (Hijmans et al. 2005; versio 1.4; <http://www.worldclim.org/>) ja siitä johdettua Envirem-aineistoa (Title & Bemmels 2018; <https://envirem.github.io/>). WorldClim aineisto koostuu vuosien 1960–1990 keskimääräisistä kuukausittaisista lämpötila- ja sadantatiedoista sekä niistä johdetuista bioklimaattisista muuttujista, joihin Envirem on suora jatke. Ilmastoaineistoista on saatavilla yleisiin virtausmalleihin perustuvia ilmastosimulaatioita myös LGM:n ajalle: CCSM4 (Gent et al. 2011), MIROC-ESM (Watanabe et al. 2011) ja MPI-ESM-P (Giorgetta et al. 2013). Koska ilmastosimulaatioiden välillä on eroja lämpötiloissa ja sademäärissä (Varela et al. 2015), LGM:n aikaiset levinneisyysennusteet tehtiin erikseen jokaisella kolmelle ilmastosimulaatiolle. WorldClimin LGM-aineistoissa merenpinnan korkeuden on arvioitu olleen 121,5 m nykyistä alempana ja rantaviiva on piirretty tämän perusteella. LGM-projektioissa käytetty jäätikkömaski perustuu Ehlers et al. (2011) aineistoihin.

Lajien levinneisyyttä selittäviksi muuttujiksi pyrittiin valitsemaan sellaiset ekologisesti merkittävät muuttujat, joilla olisi potentiaalia selittää mahdollisimman monen ekologisilta ominaisuuksiltaan erilaisen nisäkäslajin levinneisyyttä. Etenkin kasvillisuuden kannalta merkittäviä muuttujia ovat tehoisa lämpösumma, vesibalanssi ja kylmimmän kuukauden lämpötila, jotka kuvaavat vastaavasti energiaa, kosteusvaatimuksia ja kylmänkestävyyttä (Prentice et al. 1992; Sykes et al. 1996). Samoja muuttujia on käytetty onnistuneesti pienten jyrsijöiden levinneisyyden mallintamiseen Euraasiassa (Fløjgaard et al. 2009) ja esimerkiksi kylmänkestävyyden on havaittu vaikuttavan nisäkkäiden levinneisyysrajoihin korkeammilla leveysasteilla (Khaliq et al. 2017). Tämän perusteella selittäviksi ilmastomuuttujiksi valittiin siis tehoisa lämpösumma (GDD5), vesibalanssi (WBAL) ja kylmimmän kuukauden minimilämpötila (TMIN). Tehoisassa lämpösummassa yli +5 °C keskilämpötilan ylittävien kuukausien keskilämpötilat on laskettu yhteen ja kerrottu päivien lukumäärällä. Vesibalanssi on vuosittaisen sadannan ja vuosittaisen potentiaalisen kokonaishaihdunnan erotus. Ilmastoaineistoissa käytetty resoluutio oli 30 arc-sec, joka skaalattiin vastaamaan lajiaineiston resoluutiota mallien kalibrointia varten. Ennusteissa käytetty resoluutio oli 5 arc-min, joka on alkuperäisen lajiaineiston resoluutiota tarkempi ja antaa näin hieman pienipiirteisemmän kuvan alueiden ilmastollisesta vaihtelusta, mikä on suurelta osin seurausta topografisesta vaihtelusta.

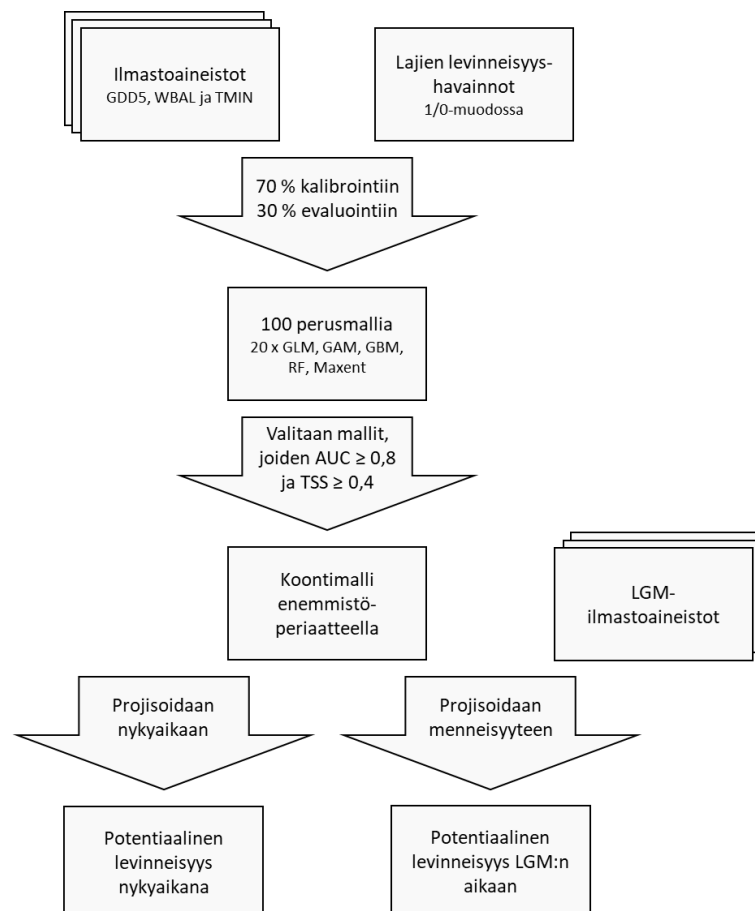
### 7.3 Mallinnus

Työn tilastollisten analyysien tekoon käytettiin R-ohjelmistoa (R Development Core Team 2019; versio 3.5) ja laji- ja ympäristöaineistojen pohjalta luodut levinneisyysmallit on tehty biomod2-kirjastolla (Thuiller et al. 2009, 2020). Biomod2 on suunniteltu erityisesti lajien levinneisyysmallinnukseen ja se mahdollistaa mallien rakentamisen ja arvioinnin useilla eri menetelmillä, sillä voi projisoida esiintymiskuvioita eri ympäristöolosuhteisiin ja sen avulla voi luoda erilaisia koontimalleja.

Mallinnuksen aluksi binäärisen lajiaineiston ja ympäristömuuttujien pohjalta luotiin perusmallit. Jokaisen lajin kohdalla aineistot jaettiin 20 kertaa satunnaisesti kalibrointi- ja evaluointiaineistoiksi suhteessa 70/30. Jokainen kalibrointiaineisto ajettiin viidellä erilaisella mallinnusmenetelmällä, jolloin jokaiselle lajille saatiin 100 yksittäistä perusmallia. Tutkimukseen valitut mallinnusmenetelmät olivat GLM, GAM, GBM, RF ja Maxent. Jokaisen perusmallin kyky ennustaa lajin esiintymistä arvioitiin AUC- ja TSS-arvoilla evaluointiaineistoja hyödyntäen. Jokaisesta perusmallista laskettiin myös ympäristömuuttujien suhteelliset merkitykset jokaiselle lajille. Potentiaalisen levinneisyyden mallintamiseen käytetyt koontimallit tehtiin yhdistämällä useampi yksittäinen riittävän korkean ennustustarkkuuden omaava perusmalli yhteen, jolloin koontimallien tuottamat ennusteet olivat kaikkien niihin käytettyjen yksittäisten mallien konsensus. Koontimallien tuottamat ennusteet koottiin enemmistöperiaatteella yksittäisten mallien binäärisistä ennusteista ilman painotuksia (*committee averaging*; Thuiller et al. 2020). Mallinnuksen tuloksena syntyneet ennusteet kuvaavat elinympäristön kelpoisuutta jatkuvalla skaalalla, mutta ne muutettiin binääriseen muotoon käyttämällä kynnyksarvoa, joka maksimoi mallin sensitiivisyyden ja spesifisyyden. LGM:n ajalle käytössä oli kolme erilaista ilmastosimulaatiota, joten jokaiselle lajille ajettiin kolme erillistä LGM:n aikaista levinneisyysennustetta eri ilmastoaineistoilla. Mallinnusprosessin vaiheet on havainnollistettu kuvassa 7.

Lajiryhmien potentiaalisen levinneisyyden ja lajirunsauden jakautumista tarkasteltiin sekä nykyaikana että jääkautisessa Euroopassa. Nykyajan lajirunsauskartat koostettiin alkuperäisestä lajiaineistosta yhdistämällä lajiryhmään kuuluvien yksittäisten lajien esiintymishavainnot yhdeksi esitykseksi, jolloin saatiin jokaisen lajiryhmän levinneisyyttä ja lajirunsautta ympäri Eurooppaa kuvaavat kartat. LGM:n aikaiset potentiaalista levinneisyyttä

ja lajirunsausta kuvaavat kartat koottiin samalla periaatteella, mutta lajiaineistona käytettiin yksittäisten lajien binäärisiä LGM-ennusteita. Jokaiselle LGM-ilmastosimulaatiolle tehtiin omat lajirunsauskarttansa, jolloin lopputuloksena oli kolme potentiaalista lajirunsausta kuvaavaa karttaa kullekin lajiryhmälle.



Kuva 7. Havainnekuva mallinnusprosessin etenemisestä. Sekä laji- että ympäristöaineistot jaettiin 20 kertaa kalibrointi- ja evaluointiaineistoiksi, joista jokainen ajettiin viidellä eri mallinnusmenetelmällä. Riittävän korkean ennustustarkkuuden omaavista perusmalleista tehtiin yksi uusi malli, jota käytettiin potentiaalisten levinneisyysalueiden mallintamiseen. LGM:n ajalle tehtiin kolme erillistä levinneisyysennustetta eri ilmastosimulaatioita käyttäen.

### 7.3.1 Tilastolliset mallinnusmenetelmät

Levinneisyysmallinnuksessa voidaan hyödyntää useita erilaisia tilastollisia menetelmiä, jotka voidaan jakaa parametrisiin ja ei-parametrisiin menetelmiin, joista parametriset menetelmät olettavat aineiston seuraavan jonkinlaista todennäköisyysjakaumaa, kun taas ei-parametriset menetelmät eivät vastaavaa oletusta tee. Parametriset menetelmät suoriutuvat hyvin ja antavat tarkempia tuloksia silloin, kun aineisto on todella jakautunut oletusten mukaisesti, kun taas ei-

parametrusten menetelmien etu on niiden joustavuudessa. Käytetyistä mallinnusmenetelmistä GLM on parametrinen mallinnusmenetelmä, jonka semiparametrinen laajennus GAM on, ja ne ovat regressiopohjaisia menetelmiä. GBM edustaa ei-parametrisia luokittelupuumenetelmiä ja RF ja Maxent ovat aineistosta oppivia koneoppimismenetelmiä.

GLM (*Generalized Linear Models*) eli yleistetyt lineaariset mallit ovat perinteisten lineaaristen regressiomallien laajennus. GLM-malleissa vastemuuttujan ja selittävien muuttujien välillä oletetaan olevan lineaarinen suhde, mutta virhejakauman suhteen se on joustavampi kuin perinteiset lineaariset mallit sisältämänsä linkkifunktion ansiosta (Guisan et al. 2002). Linkkifunktio valitaan vastemuuttujan tyyppin ja jakauman perusteella ja se antaa mallille mahdollisuuden tunnistaa paremmin myös epälineaarisia vasteita. Lisäksi malliin voidaan lisätä selittävien muuttujien polynomimuunnoksia tai muita interaktiotermiä, jotka edesauttavat epälineaaristen vasteiden havaitsemista.

GAM (*Generalized Additive Models*) eli yleistetyt additiiviset mallit muistuttavat GLM-malleja, mutta lineaaristen ja polynomitermien lisäksi niissä voidaan hyödyntää ei-parametrisiä selittäviä muuttujia (Guisan et al. 2002). GAM-mallit pystyvät lukemaan aineistoa paikallisesti, mikä mahdollistaa epälineaaristen vasteiden paremman kuvaamisen verrattuna GLM-malleihin (Hastie & Tibshirani 1987). Mallien ainoa merkittävä oletus on funktioiden additiivisuus ja komponenttien tasoitettavuus (Guisan et al. 2002). GAM-mallit sovittavat vastekäyriä aineistoon selittäville muuttujille annettavien vapausasteiden perusteella ja vapausasteet sallivat mallin joustavuuden, mutta liian suuret vapausasteet voivat sovittaa mallin aineistoon niin hyvin, että sen yleistettävyyks kärsii. Myös GAM-mallit käyttävät linkkifunktiota.

GBM (*Generalized Boosted Models*; tai yleisemmin *Boosted Regression Trees*, BRT) eli yleistetyt luokittelupuumenetelmät ovat tilastollisia luokittelupuita ja koneoppimista hyödyntäviä menetelmiä. Menetelmässä muodostetaan ensin suuri määrä regressiopuita jakamalla aineistoa useaan kertaan tavoitteena muodostaa havainnoista mahdollisimman yhtenäisiä osajoukkoja suhteessa niitä luokitteleviin selittäviin muuttujiin, ja lopuksi kaikki muodostuneet puut yhdistetään yhdeksi malliksi (Elith et al. 2008). GBM-mallien etuna on, että ne ovat joustavia ja pystyvät käsittelemään monimutkaisia epälineaarisia vasteita, huomioimaan muuttujien väliset interaktiot, eivätkä yksittäiset poikkeavat tai puuttuvat havainnot aiheuta ongelmia.

RF (*Random Forest*) on menetelmä, jonka toiminta perustuu aineiston jakamiseen lukuisia kertoja satunnaisesti kahtia, josta osaa käytetään luokittelupuun rakentamiseen ja osaa sen testaamiseen (Breiman 2001). Yhden puun sijaan menetelmä rakentaa satoja tai tuhansia puita satunnaisesti valituista osajoukoista havaintoja ja selittäviä muuttujia (Cutler et al. 2007). Aineiston jaottelu etenee rekursiivisesti tuottaen joka askeleella yhä yhtenäisempiä ryhmiä suhteessa luokkamuuttujaan. Lopuksi kaikkien puiden tuottamat ennusteet sovitetaan yhteen. RF-mallien etuihin kuuluu mm. niiden joustavuus suorittaa monentyypisiä tilastollisia analyysejä, kyky mallintaa selittävien muuttujien välisiä monimutkaisia interaktioita ja se etteivät ne tee oletuksia muuttujien jakaumista (Cutler et al. 2007).

Maxent (*Maximum Entropy*) on koneoppimismenetelmä, jonka tarkoituksena on arvioida lajin levinneisyyttä entropian kautta, toisin sanoen etsiä lajille mahdollisimman laaja ja yhtenäinen levinneisyys selittäviä muuttujia apuna käyttäen (Phillips et al. 2006). Maxent on nk. presence-only menetelmä eli se huomioi vain havainnot lajin läsnäolosta ja valitsee taustalta nk. pseudo-poissaoloja, joita se vertaa havaintoihin (Elith et al. 2011). Maxent olettaa, että erilaiset tekijät rajoittavat lajin levinneisyyttä ja että laji ei välttämättä esiinny kaikkialla sille suotuisilla alueilla, eli lajiaineisto kuvaa ennemminkin lajin realisoitunutta kuin sen fundamentaalista ekologioroa ja näin ollen malli antaa todennäköisemmin aliarvioidun kuin yliarvioidun kuvan lajin levinneisyydestä (Phillips et al. 2006).

### 7.3.2 Mallien arviointi

Mallien toimintaa voidaan arvioida laskemalla niille erilaisia suureita, jotka kertovat miten hyvin malli kykenee selittämään tai ennustamaan mallinnettavaa ilmiötä. Mallien hyvyyden arviointiin on olemassa eri keinoja, mutta binääristä aineistoa käyttävässä levinneisyysmallinnuksessa hyödynnetään usein virhematriisia (kuva 8) ja siitä johdettuja luokituksen tarkkuudesta kertovia suureita. Suureiden avulla kuvataan ja arvioidaan sitä, kuinka hyvin malli kykenee tunnistamaan lajin oikean läsnäolon ja oikean poissaolon virheellisten läsnäolojen tai poissaolojen sijaan (Fielding & Bell 1997). Tässä työssä mallien ennustekyvyn arviointiin käytettiin kahta levinneisyysmallinnuksessa yleisesti käytössä olevaa suurta: AUC-arvoa (*Area Under the ROC Curve*) ja TSS-arvoa (*True Skill Statistics*).



		Todellinen, havaittu arvo	
		Laji läsnä	Laji poissaoleva
Ennustettu arvo	Laji läsnä	a	b
	Laji poissaoleva	c	d

Kuva 8. Virhematriisi, jonka avulla arvioidaan mallien ennustustarkkuutta vertailemalla todellisia ja ennustettuja arvoja toisiinsa. a, niiden solujen lukumäärä, joissa malli ennusti lajin läsnäolon oikein; b, solujen lukumäärä, joissa lajia ei esiintynyt, mutta malli ennusti läsnäolon eli väärä positiivinen (virhetyyppi I, komissiovirhe); c, niiden solujen lukumäärä, joissa laji oli läsnä, mutta malli ennusti puuttuvan eli väärä negatiivinen (virhetyyppi II, omissiovirhe); d, solujen lukumäärä, joille malli ennusti lajin poissaolon oikein. Mukailten Fielding & Bell (1997).

AUC-arvo kuvaa ROC-käyrän alle jäävää pinta-alaa ja se on graafinen esitystapa, joka havainnollistaa mallin kykyä erottaa 1- ja 0-havainnot toisistaan (Fielding & Bell 1997). Mitä suurempi on ROC-käyrän alle jäävä pinta-ala, sitä parempi malli on. ROC-käyrä piirretään koordinaatistoon, missä y-akselille sijoitetaan oikean positiivisen tuloksen todennäköisyys (sensitiivisyys) ja x-akselille väärän negatiivisen tuloksen todennäköisyys ( $1 - \text{spesifisyys}$ ) (Fielding & Bell 1997). Koska binäärisestä aineistosta luotujen levinneisyysmallien tuotos on jatkuva sarja esiintymistodennäköisyyksiä, tarvitaan kynnysarvo määrittelemään, milloin havainto luokitellaan lajin läsnäoloksi ja milloin poissaoloksi. Eri kynnysarvoja testaamalla voidaan laskea ROC-käyrän alle jäävä pinta-ala ja kuvata sitä yhdellä arvolla, AUC-arvolla. Kun kynnysarvo muuttuu, muuttuu myös AUC-arvo, ja näin ollen mallille on mahdollista etsiä optimaalinen kynnysarvo. Täydellinen malli saa AUC-arvon 1 ja keskimäärin  $> 0,8$  AUC-arvot kertovat mallin hyvästä ennustekyvystä. Tilanteessa  $AUC = 0,5$  malli ei kykene ennustamaan sattumanvaraista tulosta paremmin.

TSS-arvo (Allouche et al. 2006) kuvaa oikein ennustettuja havaintoja suhteessa väärin ennustettuihin havaintoihin ja se lasketaan virhematriisista (kuva 8) kaavalla:

$$TSS = \frac{ad - bc}{(a + c)(b + d)} = \text{sensitiivisyys} + \text{spesifisyys} - 1$$

Kaavasta saadut TSS-arvot vaihtelevat arvojen -1 ja 1 välillä. Mitä lähempänä yhtä ollaan, sitä parempi malli on ja vastaavasti arvot lähellä nollaa kertovat, ettei malli kykene ennustamaan sattumaa paremmin.

## 8. Tulokset

### 8.1 Lajien ryhmittely

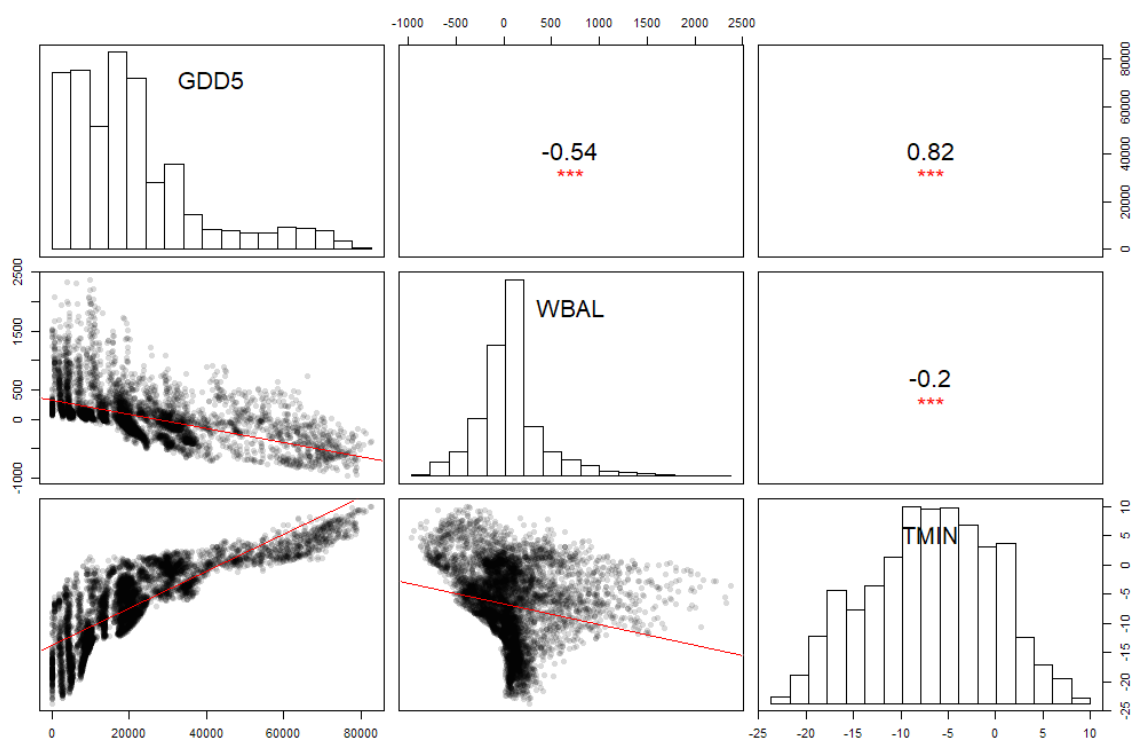
Yhdistämällä lajien nykyiset levinneisyystiedot Köppen-Geigerin ilmastoluokitukseen (Beck et al. 2018) ja terrestrisiin biomeihin (Olson et al. 2001) sekä täydentämällä niitä tiedoilla lajien habitaattipreferensseistä (IUCN 2020), lajit saatiin jaettua neljään ryhmään (taulukko 2). Välimerellisiksi lajeiksi luokiteltiin 23 lajia ja tämän ryhmän lajien levinneisyys keskittyi Välimeren alueelle, missä pääosin vallitsevat ilmastotyypit olivat välimeren- ja aroilmastot ja vallitseva biomi välimerenkasvillisuus. Temperaattisiksi lajeiksi luokiteltiin 61 lajia ja ilmastotyyppien suhteen ryhmän lajien levinneisyyden pääpaino oli lännessä kosteanlauhkean ja idässä lämminkesäisen lumi-ilmaston alueella. Vallitseva biomi oli lauhkean vyöhykkeen lehti- ja sekametsä. Suurin osa tutkimuksen lajeista oli temperaattisia ja kyseisiä lajeja oli enemmän kuin kaikkiin muihin ryhmiin kuuluneita lajeja oli yhteensä. Välimerelliset ja temperaattiset lajit muodostivat yhdessä ryhmän eteläiset lajit. Boreaaliksi lajeiksi luokiteltiin 19 lajia ja näiden lajien levinneisyys painottui lumi-ilmastojen alueelle. Pohjoisessa vallitseva biomi oli boreaalinen havumetsä, eteläisemmillä alueilla lauhkea lehti- ja sekametsä. Arktisia lajeja oli neljä ja yhteistä näille lajeille oli levinneisyys tundra- ja jäätikköilmastojen alueella yhdistettynä tundrabiomiin. Borealiset ja arktiset lajit muodostivat ryhmän pohjoiset lajit. Lista kuhunkin lajiryhmään kuuluneista lajeista on liitteessä 2.

Taulukko 2. Lajien jakautuminen lajiryhmiin. Lajien kokonaislukumäärä n = 107.

Lajiryhmä	Lajien lukumäärä	Osuus lajeista, %
Välimerelliset lajit	23	21,5
Temperaattiset lajit	61	57,0
→ <i>Eteläiset lajit</i>	84	78,5
Borealiset lajit	19	17,8
Arktiset lajit	4	3,7
→ <i>Pohjoiset lajit</i>	23	21,5

## 8.2 Ympäristömuuttujien vaihtelu

Ympäristömuuttujien nykyajan arvot vaihtelivat huomattavasti tutkimusalueella (kuva 8; liite 3). GDD5:n arvot olivat välillä 0–83 430, WBAL:n välillä -986,3–2 452,4 mm/v ja TMIN:n välillä -24,1–11,9 °C (taulukko 3). GDD5:n arvot painoutuivat gradientin matalampaan päähän, WBAL:illa arvojen jakauma oli voimakkaasti yksihuippuinen ja TMIN:n jakauma oli lähes normaalijakautunut ja lakea (kuva 8). Ympäristömuuttujien väliset korrelaatiokertoimet GDD5:n ja WBAL:n sekä WBAL:n ja TMIN:n välillä pysyivät kynnsarvon  $|0,7|$  alapuolella, mutta sen sijaan muuttujien GDD5 ja TMIN välillä oli vahva  $> |0,7|$  korrelaatio (kuva 8). GDD5:n ja TMIN:n välinen korrelaatio oli positiivinen, kaksi muuta olivat negatiivisia. Kaikki korrelaatiot olivat tilastollisesti merkitseviä.



Kuva 8. Histogrammit, hajontakuvat ja muuttujien väliset korrelaatiokertoimet nykyajan ilmastoaineistolle. Kaikki muuttujien väliset korrelaatiot ovat tilastollisesti merkitseviä. GDD5 = tehoisa lämpösumma (keskilämpötilojen summa kuukausilta, joiden keskilämpötila on yli +5 °C kerrottuna päivien lukumäärällä), WBAL = vesibalanssi (vuosittainen sadanta – vuosittainen potentiaalinen kokonaishaihdunta, mm/v), TMIN = kylmimmän kuukauden minimilämpötila (°C).

Eri LGM-ilmastosimulaatioiden muuttujien arvoissa oli keskenään eroja, mutta yhteistä niille oli, että jokaisen LGM-simulaation GDD5:n ja WBAL:n maksimi-arvot olivat pienempiä ja sekä TMIN:n minimi- että maksimi-arvot olivat pienempiä kuin nykyajan vastaavat (taulukko

3). Kaikissa LGM-aineistoissa ilmastomuuttujien väliset jakaumat ja korrelaatiot olivat samankaltaisia kuin nykyajan ilmastoaineistossa (liite 4). Maantieteelliset alueet, missä LGM-ilmastosimulaatioiden muuttujien arvot olivat ainakin yhden muuttujan osalta nykyajan arvojen ulkopuolella, sijaitsivat suurimmaksi osaksi Alppien pohjois- ja koillispuolella (liite 5). Ilmastosimulaatioiden mukaan LGM:n aikaan GDD5:n arvot olivat suurimpia Etelä-Euroopan niemimaiden rannikkoalueilla ja pienenivät kohti pohjoista, mutta pienempiä arvoja esiintyi myös etelämmässä vuoristoisilla alueilla (taulukko 4; liite 6). WBAL:n osalta kosteimmat alueet sijaitsivat Euroopan luoteisosissa, Luoteis-Iberiassa ja Alpeilta kaakkoon kohti Balkanin länsipuolta, kun taas vastaavasti kuivimmat alueet sijaitsivat Iberian ja Balkanin niemimaiden itäosissa (liite 6). TMIN:n suurimmat arvot olivat Etelä-Euroopan niemimailla ja Länsi-Euroopan rannikolla ja pienimmät arvot eli kylmimmät alueet löytyivät Alpeilta koilliseen (liite 6).

Taulukko 3. Ympäristömuuttujien tunnuslukuja (minimiarvo, maksimiarvo, vaihteluväli, keskiarvo, mediaani ja keskihajonta) tutkimusalueella nykyaikana ja eri LGM-ilmastosimulaatioilla (huom. LGM-simulaatioissa ympäristömuuttujat ovat vain jäätöille alueille).

	Ympäristö- muuttuja	Min	Max	Vaihteluväli	Ka.	Md.	SD
<b>Nyky aika</b>	GDD5	0	83 430	83 430	21 311	18 680	17 306
	WBAL	-986	2 452	3 439	63	45	380
	TMIN	-24,1	11,9	36,0	-7,0	-6,7	6,7
<b>CCSM4</b>	GDD5	0	71 280	71 280	14 192	8 550	14 554
	WBAL	-1 012	2 269	3 281	113	104	343
	TMIN	-42,1	7,7	49,8	-13,7	-12,5	11,5
<b>MPI-ESM-P</b>	GDD5	0	73 818	73 818	13 366	8 258	14 408
	WBAL	-892	1 774	2 666	43	11	279
	TMIN	-36,2	8,0	44,2	-12,8	-13,0	9,1
<b>MIROC-ESM</b>	GDD5	0	69 192	69 192	12 601	8 100	14 759
	WBAL	-1 070	1 334	2 404	-28	-44	389
	TMIN	-41,8	8,0	49,8	-15,0	-14,8	11,4

Taulukko 4. Ympäristömuuttujien suurimpien ja pienimpien arvojen keskimääräinen maantieteellinen esiintyminen tutkimusalueella LGM:n aikaan.

Ympäristömuuttuja	Suurimmat arvot	Pienimmät arvot
<b>GDD5</b>	Etelä-Euroopan niemimaiden rannikkoalueilla.	Pohjoisimmat alueet, pienempiä arvoja myös vuoristoisilla alueilla.
<b>WBAL</b>	Euroopan luoteisosissa, Luoteis-Iberiassa, Alpeilta kaakkoon kohti Balkania.	Iberian ja Balkanin niemimaiden itäosissa.
<b>TMIN</b>	Etelä-Euroopan niemimailla ja Länsi-Euroopan rannikolla.	Alpeilta koilliseen.

### 8.3 Levinneisyysmallien keskeisiä tunnuslukuja

Havainnot kuvaavat esiintymisruutuja, joissa lajin oli merkitty olevan läsnä, ja niiden määrä vaihteli huomattavasti lajeittain ollen pienimmillään 10 ja enimmillään 2 047 (taulukko 5). Tässä yhteydessä lajien prevalenssi vastasi havaintojen lukumäärää ja se vaihteli 0,004 ja 0,887 välillä ollen yli puolella lajeista alle 0,1 ja vain noin viidenneksellä yli 0,5. Lajiryhmistä välimerellisillä lajeilla oli keskimäärin vähiten havaintoja ja siten myös pienin prevalenssi, kun taas keskimäärin eniten havaintoja ja suurin prevalenssi oli temperaattisilla lajeilla.

Taulukko 5. Esiintymisruutujen lukumäärään ja lajien prevalenssiin liittyviä tunnuslukuja lajiryhmittäin.

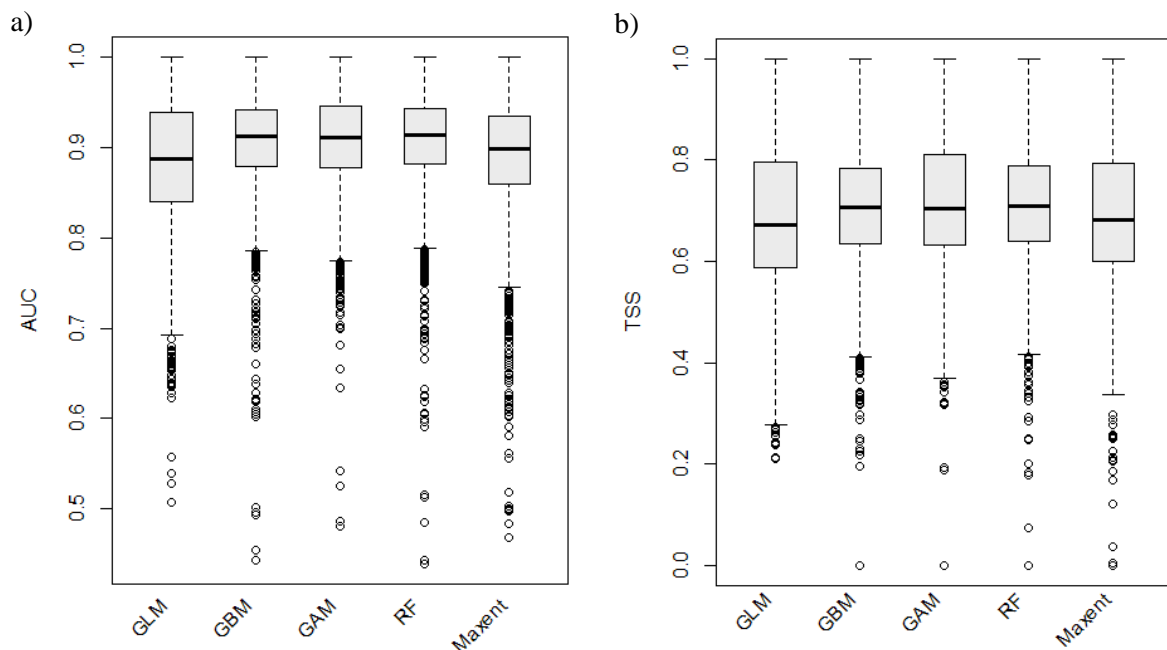
Lajiryhmä	Havainnot, lkm				Prevalenssi			
	Min	Max	Ka.	Md.	Min	Max	Ka.	Md.
Kaikki lajit	10	2 047	495	188	0,004	0,887	0,215	0,081
Välimerelliset	11	254	81	58	0,005	0,110	0,035	0,025
Temperaattiset	10	2 047	654	514	0,004	0,887	0,284	0,223
Boreaaliset	44	1 841	568	306	0,019	0,798	0,246	0,133
Arktiset	36	175	110	114	0,016	0,076	0,048	0,049

Jokaisella lajilla yksittäisten perusmallien määrä oli 100 ja niiden suoriutumista tarkasteltiin AUC- ja TSS-arvojen avulla. Perusmalleissa AUC-arvot vaihtelivat kaikkien mallinnusmenetelmien kesken välillä 0,439–1 ja TSS-arvot välillä 0–1, eli jotkin mallit eivät kyenneet ennustamaan lajien esiintymistä sattumaa paremmin, kun taas toiset mallit onnistuivat siinä hyvin tai jopa erinomaisesti (taulukko 6). Sekä AUC- että TSS-arvojen perusteella mallinnusmenetelmistä RF, GBM ja GAM onnistuivat mallinnoissa keskimäärin hieman paremmin kuin Maxent ja GLM, joilla hajontaakin oli enemmän (kuva 9). Kun

tarkasteltiin mikä oli jokaisen lajin parhaiten menestyneen perusmallin menetelmä (mikä yksittäinen malli oli saanut korkeimmat AUC- ja TSS-arvot kullakin lajilla), oli se kummallakin tavalla arvioituna lähes puolella lajeista RF. Mallinnetusta lajista riippuen jokainen mallinnusmenetelmä sai kuitenkin korkeimmat AUC- ja TSS-arvot ainakin muutamilla lajeilla.

Taulukko 6. Kaikkien lajien perusmallien tunnuslukuja mallinnusmenetelmittäin (minimi-arvo, maksimi-arvo, keskiarvo, mediaani ja keskihajonta). Tulosten perusteella osa malleista ei kyennyt ennustamaan lajin esiintymistä sattumaa paremmin, kun taas toiset mallit onnistuivat siinä parhaimmillaan erinomaisesti. Kaikilla mallinnusmenetelmillä oli sekä hyviä että huonoja malleja, mutta tulosten perusteella RF (*Random Forest*), GBM (*Generalized Boosted Models*) ja GAM (*Generalized Additive Models*) onnistuivat mallintamisessa keskimäärin hieman paremmin kuin Maxent (*Maximum Entropy*) ja GLM (*Generalized Linear Models*).

Mallinnus- menetelmä	AUC					TSS				
	Min	Max	Ka.	Md.	SD	Min	Max	Ka.	Md.	SD
GLM	0,508	1	0,883	0,887	0,071	0,211	1	0,685	0,673	0,151
GBM	0,443	1	0,905	0,912	0,060	0	1	0,708	0,706	0,130
GAM	0,481	1	0,905	0,911	0,058	0	1	0,713	0,705	0,136
RF	0,439	1	0,907	0,914	0,060	0	1	0,714	0,710	0,125
Maxent	0,469	1	0,890	0,898	0,068	0	1	0,689	0,682	0,141



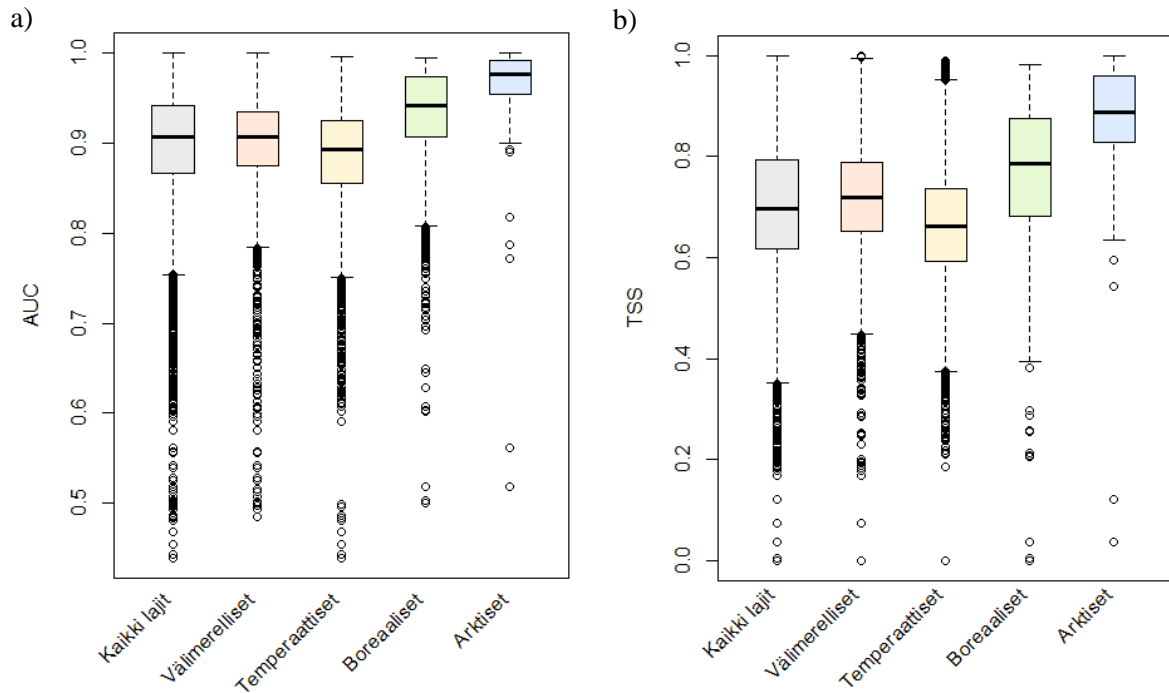
Kuva 9. Kaikkien lajien perusmallien a) AUC-arvojen ja b) TSS-arvojen jakaumat mallinnusmenetelmittäin. RF, GBM ja GAM menestyivät hieman paremmin kuin Maxent ja GLM.

Lajien välillä oli huomattavia eroja perusmallien suoriutumisessa: heikoimmillaan yksittäisen lajin perusmallien keskiarvoistetut AUC- ja TSS-arvot olivat vastaavasti 0,739 ja 0,377, kun taas parhaimmillaan kyseiset arvot olivat 0,989 (AUC) ja 0,978 (TSS). Kooste kaikkien lajien perusmallien tunnusluvuista on liitteessä 7. Lajikohtaisesti yksittäisten perusmallien suoriutumisessa hajonta oli suurinta pienimmän prevalenssin omaavilla lajeilla ja vastaavasti jo hieman suuremmilla havaintomäärillä malleilla oli taipumus ennustaa tasaisemmin, joskin poikkeuksiakin oli. Perusmallien AUC- ja TSS-arvojen keskiarvojen perusteella alhaisen prevalenssin omaavien lajien mallinnus onnistui keskimäärin hieman paremmin kuin yleisten lajien (liite 8). Lajin laaja latitudinaalinen levinneisyys oli yhteydessä hieman heikompiin mallinnustuloksiin (liite 9). Lajiryhmät olivat keskenään hyvin erikokoisia, mutta pohjoisten lajien (boreaaliset ja arktiset) mallinnus onnistui keskimäärin paremmin kuin eteläisten lajien (välimerelliset ja temperaattiset) (taulukko 7; kuva 10). Pohjoisista lajeista arktisten lajien mallinnus onnistui paremmin kuin boreaalisten ja eteläisistä lajeista välimerellisten onnistui paremmin kuin temperaattisten.

Lopullisiin koontimalleihin hyväksyttiin vain ne perusmallit, joiden AUC-arvo oli vähintään 0,8 ja TSS-arvo 0,4. Näillä kriteereillä koontimallit pystyttiin tekemään kaikille 107 lajille ja lajista riippuen koontimalleihin käytettyjen perusmallien määrä vaihteli välillä 14–100. Kolmella lajilla käytettyjen perusmallien määrä oli alle 50, 43 lajilla käytettyjen perusmallien määrä oli välillä 50–99, ja 61 lajilla koontimalleihin käytettiin täydet 100 perusmallia.

Taulukko 7. Perusmallien tunnuslukuja lajiryhmittäin (minimiarvo, maksimiarvo, keskiarvo, mediaani ja keskihajonta). Lajiryhmistä arktisten lajien mallintaminen onnistui parhaiten, temperaattisten heikoiten. Kokonaisuudessaan kaikkien lajiryhmien mallinnus onnistui kuitenkin hyvin.

Lajiryhmä	AUC					TSS				
	Min	Max	Ka.	Md.	SD	Min	Max	Ka.	Md.	SD
Kaikki lajit	0,439	1	0,898	0,907	0,064	0	1	0,702	0,697	0,137
Välimerelliset	0,485	1	0,895	0,907	0,065	0	1	0,715	0,719	0,121
Temperaattiset	0,439	0,995	0,885	0,893	0,060	0	0,990	0,666	0,662	0,126
Boreaaliset	0,500	0,994	0,927	0,942	0,062	0	0,982	0,763	0,787	0,142
Arktiset	0,519	1	0,968	0,976	0,043	0,037	1	0,890	0,888	0,098



Kuva 10. Perusmallien a) AUC-arvojen ja b) TSS-arvojen jakaumat lajiryhmittäin. Lajiryhmistä arktisten lajien mallinnus onnistui parhaiten, temperaattisten heikoiten.

#### 8.4 Ympäristömuuttujien merkitys

Ympäristömuuttujien suhteellista merkitystä tarkasteltiin vertailemalla, kuinka monta kertaa eri mallit arvottivat kunkin ympäristömuuttujan merkittävimmäksi ja kuinka monta kertaa vähiten merkittävaksi muuttujaksi. Tulosten tarkastelussa pitää ottaa huomioon, että GDD5 ja TMIN olivat keskenään vahvasti korreloituneita, mikä voi vaikuttaa tulosten luotettavuuteen.

Ympäristömuuttujien suhteellinen merkitys vaihteli lajikohtaisesti, mutta lajiryhmienkin välillä oli havaittavissa eroja ympäristömuuttujien tärkeydessä (taulukko 8). Kaikki lajit huomioiden merkittävimmäksi muuttujaksi nousi GDD5, joka oli merkittävin muuttuja 42,1 % lajeista. Tosin, sama muuttuja oli noin viidesosalla lajeja vähiten merkittävä muuttuja. Kokonaisuudessaan selvästi useimmiten vähiten merkittävä muuttuja oli WBAL, joka oli vähiten merkittävä muuttuja 63,6 % lajeista ja merkittävin muuttuja vain noin viidesosalla lajeja. TMIN oli muuttujista se, joka oli harvimminkin vähiten merkittävä muuttuja. Lajiryhmätasolla tarkasteltuna välimerellisillä lajeilla WBAL oli merkittävin muuttuja, mutta toisaalta tasan yhtä monella välimerellisellä lajilla se oli myös vähiten merkittävä muuttuja. Temperaattisilla ja arktisilla lajeilla merkittävin muuttuja oli GDD5, boreaalisilla lajeilla



TMIN. Vähiten merkittävä muuttuja temperaattisilla ja boreaalisilla lajeilla oli WBAL, arktisista lajeista puolella WBAL ja puolella TMIN.

Taulukko 8. Kuinka isolla osalla lajeista lajiryhmittäin (n = lajien lukumäärä) eri ympäristömuuttujat arvioitiin suhteellisesti merkittävimmäksi ja vähiten merkittäväksi muuttujaksi. Kunkin lajiryhmän merkittävin ja vähiten merkittävä muuttuja korostettuna.

Lajiryhmä	n	Merkittävyys	GDD5	WBAL	TMIN
Kaikki lajit	107	Merkittävin	<b>42,1 %</b>	20,6 %	37,4 %
		Vähiten merkittävä	19,6 %	<b>63,6 %</b>	16,8 %
Välimerelliset	23	Merkittävin	26,1 %	<b>39,1 %</b>	34,8 %
		Vähiten merkittävä	34,8 %	<b>39,1 %</b>	26,1 %
Temperaattiset	61	Merkittävin	<b>42,6 %</b>	21,3 %	36,1 %
		Vähiten merkittävä	21,3 %	<b>68,9 %</b>	9,8 %
Boreaaliset	19	Merkittävin	47,7 %	0 %	<b>52,6 %</b>
		Vähiten merkittävä	0 %	<b>78,9 %</b>	21,1 %
Arktiset	4	Merkittävin	<b>100 %</b>	0 %	0 %
		Vähiten merkittävä	0 %	<b>50,0 %</b>	<b>50,0 %</b>

## 8.5 Yksittäisten lajien mallinnus

Nyky aikaan projisoidut lajien ilmastollisesti potentiaaliset levinneisyysalueet muistuttivat pääpiirteissään lajien havaittuja esiintymiskuvioita. Joukossa oli kuitenkin myös lajeja, joilla oli selviä eroja havaitun ja ennustetun levinneisyyden välillä. Tällaisissa tapauksissa malleilla oli taipumus ennustaa lajeille nykyistä havaittua esiintymistä laajempia levinneisyysalueita (esim. *Felis silvestris*, *Lynx pardinus*, *Microtus duodecimcostatus*, *Rupicapra pyrenaica*; tulokset eivät näkyvissä), mutta vaihtelua oli myös toiseen suuntaan (esim. *Mustela nivalis*, *Vulpes vulpes*; tulokset eivät näkyvissä).

Eri lajien LGM:n aikaiset ilmastollisesti suotuisat alueet erosivat toisistaan selvästi: lajin nykyisestä havaitusta levinneisyydestä riippuen LGM:n aikaisia potentiaalisia levinneisyysalueita löytyi niin perinteisiksi jääkauteiksi refugioiksi miellettyiltä eteläisiltä niemimailta kuin myös Länsi-Euroopasta, Alppien pohjoispuolelta Keski-Euroopasta, Itä-Euroopasta ja aina jopa aivan jäärajan tuntumasta asti. Mallinnus suoritettiin kolmella eri LGM-ilmastosimulaatiolla ja ne aiheuttivat jonkin verran vaihtelua ennustettujen suotuisten alueiden sijaintiin. Ilmastosimulaatioiden tuomasta vaihtelusta huolimatta useimmilta lajeilta

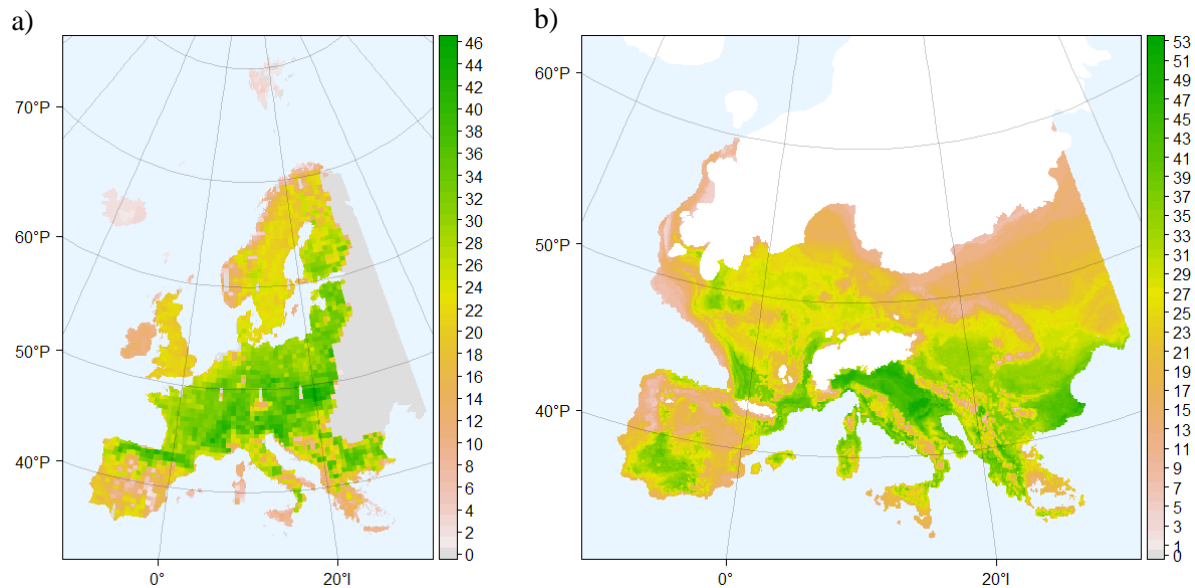
löytyi kuitenkin potentiaalisia levinneisyysalueita, jotka olivat pääpiirteiltään yhteneväisiä eri ilmastosimulaatioiden kesken.

Lajeilla, joiden nykyinen havaittu levinneisyys painottui vahvasti etelään ja/tai Länsi-Euroopan lauhkeille alueille, LGM-projektioissa painoutuivat Euroopan eteläiset niemimaat (esim. *Crocidura russula*, *Lynx pardinus*, *Suncus etruscus*; liite 10). Lajista riippuen kyseiset alueet olivat toisilla laajempia ja yhtenäisempiä, toisilla taas pienempiä ja hajanaisempia. Etenkin niillä etelään painottuneilla lajeilla, joiden nykyinen havaittu levinneisyys oli rajoittunut pienelle maantieteelliselle alueelle, LGM:n aikaiset ennustetut suotuisat alueet olivat harvemmassa verrattuna laajemmilla maantieteellisillä alueilla nykyään esiintyviin lajeihin. Lajin nykyisen havaitun levinneisyyden painottuessa Euroopan pohjoisiin osiin LGM-mallinnukset ennustivat usein laajojakin suotuisia alueita painottuen keskiseen ja itäiseen Eurooppaan, mutta hajanaisemmin myös Välimeren alueelle (esim. *Alces alces*, *Alopex lagopus*, *Gulo gulo*; liite 11). Pohjoiseen painottuvilla lajeilla eniten vaihtelua eri LGM-ilmastosimulaatioiden välillä oli pohjoisen levinneisyysrajan suhteen, mutta ei niinkään suotuisten alueiden sijainnissa yleisemmällä tasolla. Nykyään laajan levinneisyyden ympäri Eurooppaa omaavilla lajeilla LGM-projektioissa suotuisia alueita mallinnettiin etenkin Etelä- ja Länsi-Eurooppaan, mutta jos havaittu levinneisyys ulottui vahvana myös pohjoisille alueille, LGM-projektioissa suotuisia alueita esiintyi todennäköisemmin myös Alppien pohjois- ja itäpuolella (esim. *Apodemus sylvaticus*, *Capreolus capreolus*, *Lepus europaeus*, *Mustela erminea*, *Sus scrofa*; liite 12).

## 8.6 Lajiryhmien levinneisyys ja lajirunsaus

Eurooppalaisten maanisäkkäiden nykyinen havaittu lajirunsaus oli suurinta itäisessä Euroopassa, Keski-Euroopan vuoristoisilla alueilla sekä Iberian pohjoisosissa ja pieneni pohjoista ja etelää kohden ollen pienimmillään Islannissa ja Huippuvuorilla (kuva 11). Havaintoaineiston maksimilajirunsaus oli suurimmillaan 46 lajia/solu. Eri ilmastosimulaatioiden pohjalta tehdyissä kaikki lajit kattavissa LGM-projektioissa oli eroja lajirunsauden jakautumisessa, mutta täysin lajittomia alueita ei Euroopan jäästä vapaille alueille ennustettu. Ilmastosimulaatioista MPI-ESM-P ennusti lajeille laajimmat yhtenäiset potentiaaliset levinneisyysalueet ja MIROC-ESM suppeimmat. Keskimäärin potentiaalisesti lajirunsaimpia alueita kaikissa simulaatioissa oli Välimeren niemimailla, Länsi-Euroopan

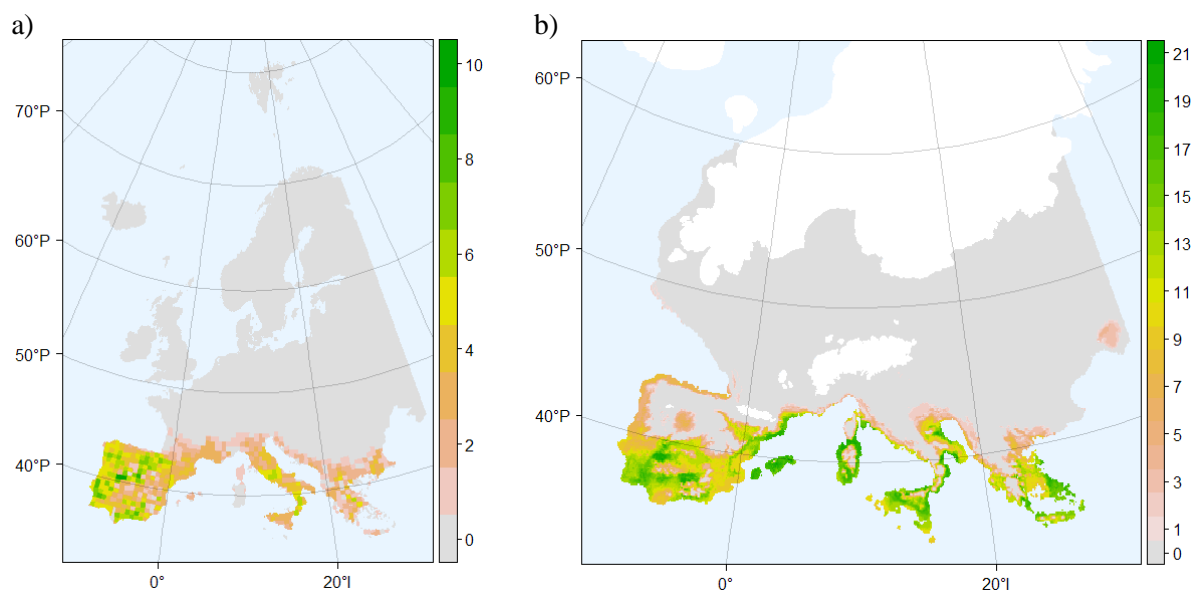
eteläisissä osissa, Mustanmeren ympäristössä sekä Karpaattien alueella (kuva 11; liite 13). Maksimilajirunsaudet olivat välillä 52–55. Vähälajisimmat alueet löytyivät mannerjäätikön läheisyydestä.



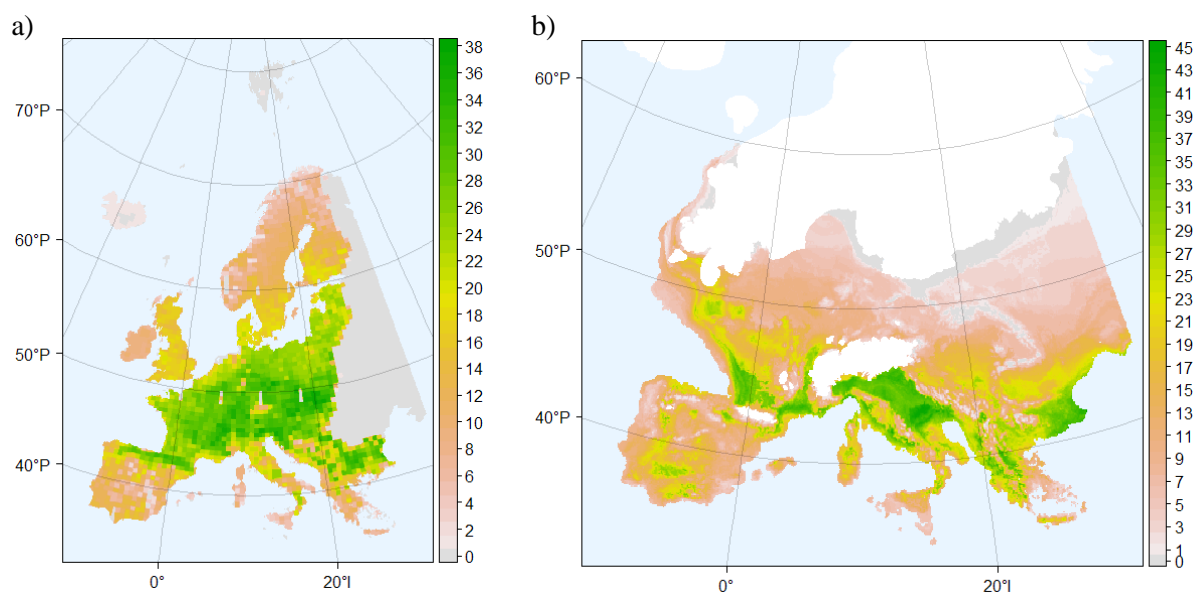
Kuva 11. Kaikkien eurooppalaisten maanisäkkäiden a) nykyinen havaittu lajirunsaus ja b) potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna. Nykyinen maksimilajirunsaus oli 46 lajia/solu, LGM-projektiossa potentiaalinen maksimilajirunsaus oli 53 lajia/solu.

Eteläisistä lajeista välimerellisten lajien nykyinen havaittu levinneisyys keskittyi Etelä-Eurooppaan ja lajirunsaus oli suurinta Iberian niemimaalla, missä maksimilajirunsaus oli suurimmillaan 10 lajia/solu (kuva 12). Tarkempi tarkastelu osoitti, että yhtä lajia lukuun ottamatta kaikkia muita lajeja oli havaittu vain yhden niemimaan, joko Iberian, Apenniinien tai Balkanin, alueella. Näin ollen kokonaislajirunsauden ei ollut mahdollista kasvaa kovin suureksi millään niemimaalla, mutta sen sijaan lajien vaihtuvuus eri niemimaiden välillä oli suurta. LGM:n aikaiset ennusteet ilmastollisesti suotuisista alueista olivat pääpiirteiltään hyvin samankaltaisia ilmastosimulaatioiden välillä: lajiryhmän esiintymisen keskittyminen eteläisten niemimaiden eteläosiin ja Välimeren saarille oli ilmeistä kaikissa LGM-projektioissa (kuva 12; liite 14). Vain harvoille lajeille mallinnettiin suotuisia alueita leveyspiirin 45° P pohjoispuolelle ja nämä alueet sijaitsivat lännessä Atlantin rannikolla tai idässä Mustanmeren pohjoispuolella. Suurimmat ennustetut potentiaaliset lajirunsaudet olivat Iberian eteläosissa ja länsirannikolla, Välimeren saarilla sekä Apenniinien niemimaan ja Balkanin eteläisillä rannikkoalueilla. Maksimilajirunsaus kaikissa LGM-projektioissa oli 21 lajia.

Temperaattisten lajien nykyinen levinneisyys kattoi melkein koko Euroopan, sillä vain Huippuvuorilla ei oltu havaittu yhtään lajiryhmän lajia. Ryhmän nykyinen lajirunsaus oli suurinta Keski- ja Itä-Euroopassa sekä Iberian pohjoisosissa ja ryhmän maksimilajirunsaus ylsi enimmillään 38 lajiin (kuva 13). LGM-projektioissa temperaattisille lajeille suotuisat alueet kattoivat, hieman ilmastosimulaatiosta riippuen, ison osan jääkautista Eurooppaa (kuva 13; liite 15). Ilmastosimulaatioista CCSM4 ennusti lajiryhmälle kokonaisuudessaan laajimman potentiaalisen levinneisyyden, MIROC-ESM puolestaan suppeimman, ja suurimmat erot eri projektioiden välillä olivat leveyspiirin 50° P pohjoispuolisilla alueilla. Potentiaalisesti lajirunsaimmat alueet olivat Länsi-Euroopassa sekä Alppien eteläpuolella Apenniinien niemimaalla ja Balkanilla, mutta myös Mustanmeren rannikolle ennustettiin suotuisia olosuhteita keskimääräistä useammalle lajille. Lisäksi Karpaattien alueen eteläiset osat ja Iberian lounais-/itäosat tulivat esille, joskaan eivät niin voimakkaasti kuin aiemmin mainitut alueet. Maksimilajirunsaudet olivat välillä 43–47 lajia. Lajirunsaudet olivat pienimpiä Alppien pohjoispuolella ja idässä.



Kuva 12. Välimerellisten lajien a) nykyinen havaittu lajirunsaus ja b) potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna. Ryhmän nykyinen maksimilajirunsaus oli 10 lajia/solu ja LGM-projektiossa 21 lajia/solu.

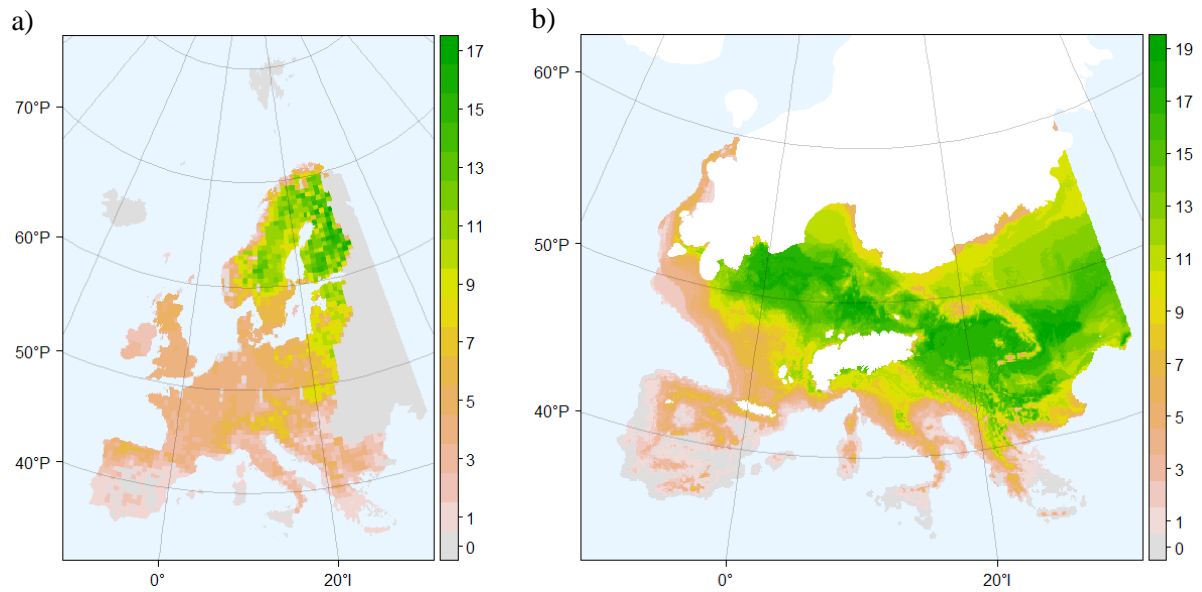


Kuva 13. Temperaattisten lajien a) nykyinen havaittu lajirunsaus ja b) potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna. Lajiryhmän nykyinen maksimilajirunsaus oli 38 lajia/solu ja potentiaalinen LGM-lajirunsaus oli 45 lajia/solu.

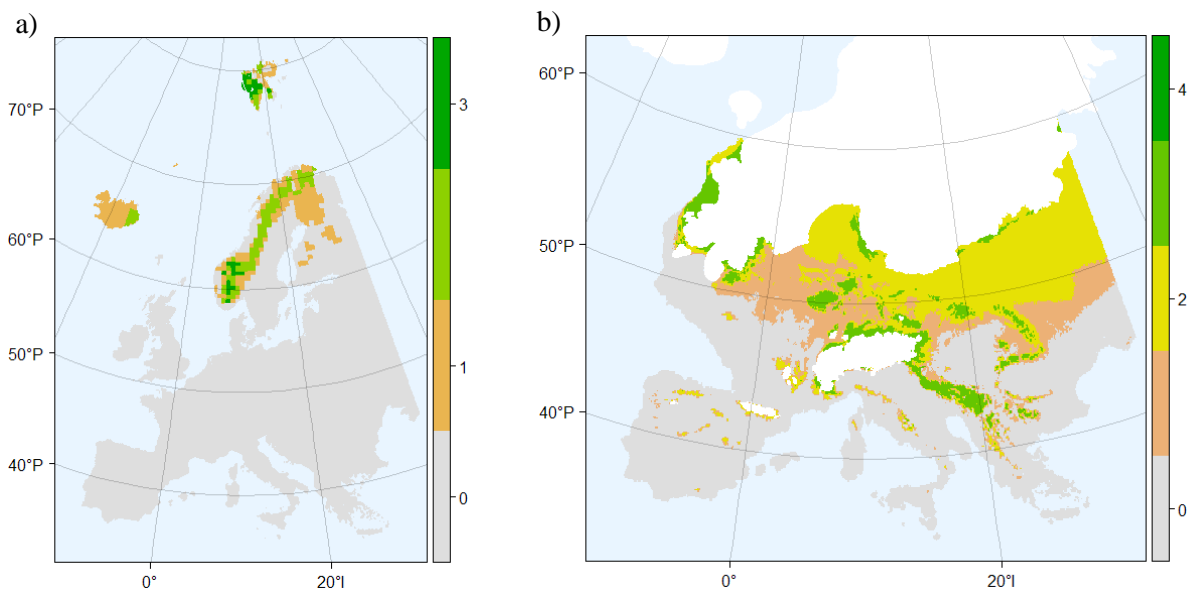
Pohjoisten boreaalisten lajien nykyinen levinneisyys oli laaja, mutta painottui Pohjois-Eurooppaan ja Baltiaan (kuva 14). Islannissa ja Huippuvuorilla ei esiintynyt lajiryhmän lajeja. Lajiryhmän runsaus oli suurinta Fennoskandiassa, missä se oli suurimmillaan 17 lajia/solu. LGM-projektioissa boreaalisille lajeille ilmastollisesti potentiaaliset alueet olivat laajoja ja kattoivat ison osan jääkautista Eurooppaa etenkin leveyspiirin 40° P pohjoispuolella (kuva 14; liite 16). Ilmastosimulaatioista CCSM4:n ja MPI-ESM-P:n ennusteet lajiryhmän potentiaalisesta levinneisyydestä olivat pääpiirteiltään hyvin samansuuntaiset, kun taas MIROC-ESM:n ennuste poikkesi näistä huomattavasti ollen paljon konservatiivisempi pohjoisemmilla alueilla. Suurimmat potentiaaliset lajirunsaudet olivat keskisessä ja itäisessä Euroopassa ja jokaisessa ilmastosimulaatiossa maksimilajirunsaus oli 19. Euroopan eteläisimpiin osiin ja etenkin Iberiaan boreaalisille lajeille ennustettiin vähiten suotuisia alueita.

Arktisten lajien nykyinen levinneisyys rajoittui Fennoskandiaan, Islantiin ja Huippuvuorille (kuva 15). LGM-projektioiden perusteella arktisille lajeille suotuisia olosuhteita on voinut löytyä etenkin Alppien pohjoispuolelta sekä laikuittaisesti etelämpää vuoristoisilta alueilta (kuva 15; liite 17). Ilmastosimulaatioista MIROC-ESM ennusti ryhmän lajeille laajimmat yhtenäiset levinneisyysalueet Alppien pohjoispuolelle Keski-Eurooppaan, kun taas kahdessa muussa projektiossa ennustetut potentiaaliset levinneisyysalueet olivat enemmän hajallaan

eivätkä menneet yhtä paljon päällekkäin. Taulukkoon 9 on kerätty yhteen kaikkien lajiryhmien potentiaalisesti lajirunsaimmat ja vähälajisimmat alueet.



Kuva 14. Boreaalisten lajien a) nykyinen havaittu lajirunsaus ja b) potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna. Ryhmän nykyinen maksimilajirunsaus oli 17 lajia/solu ja LGM-projektiossa 19 lajia/solu.

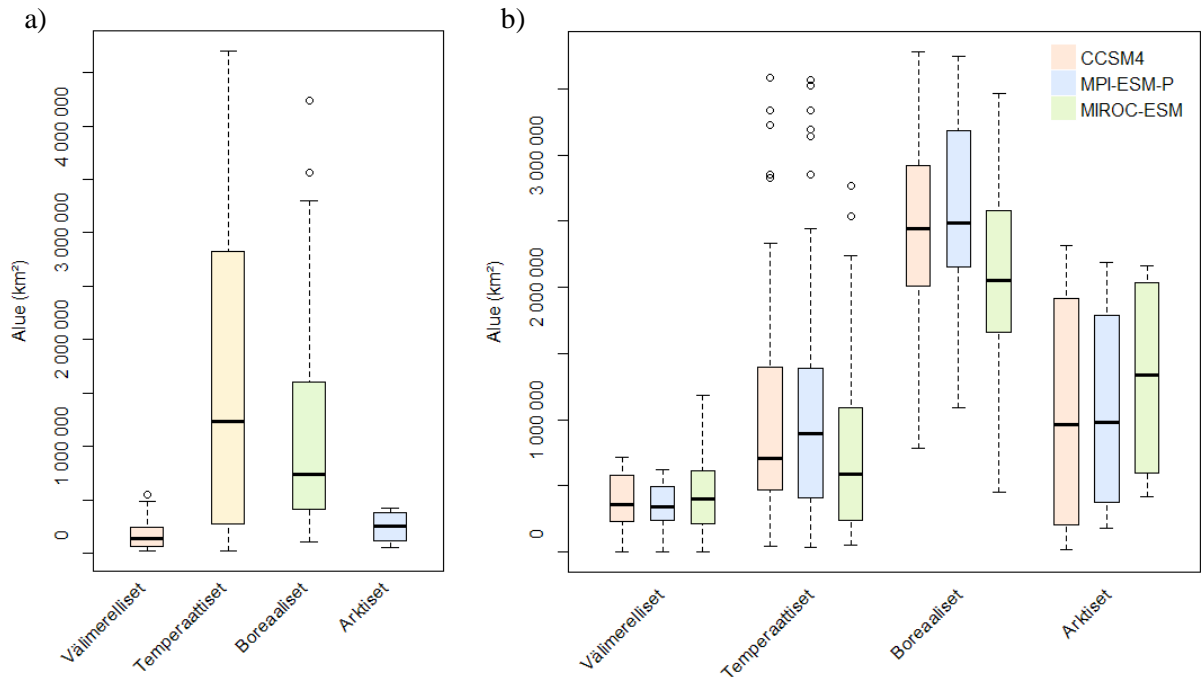


Kuva 15. Arktisten lajien a) nykyinen havaittu lajirunsaus ja b) potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna. Lajiryhmän nykyinen maksimilajirunsaus oli 3 lajia/solu ja potentiaalinen LGM-lajirunsaus oli 4 lajia/solu.

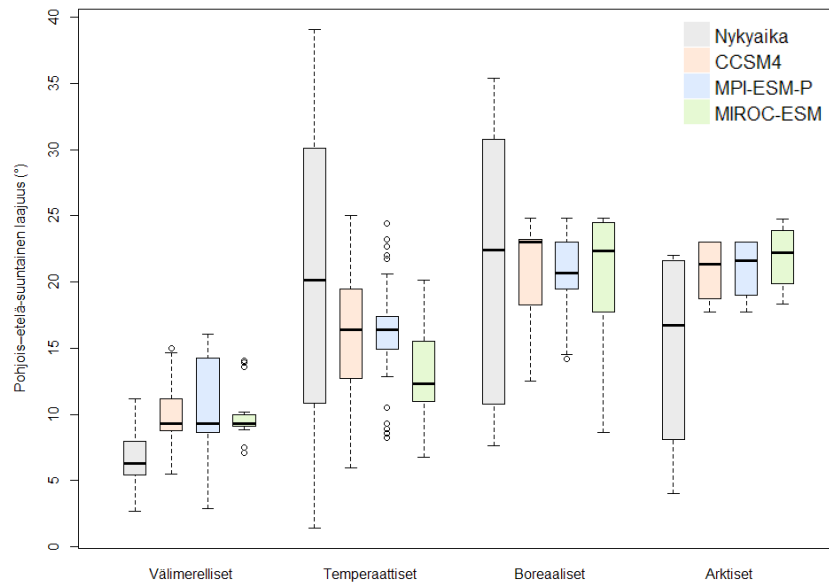
Taulukko 9. Lajiryhmien potentiaalisen lajirunsauden maantieteellinen jakautuminen jääkauteissa Euroopassa. Kuvatut lajirunsaudet ovat kaikkien kolmen LGM-simulaation ennusteiden keskimääräinen arvio.

Lajiryhmä	Potentiaalinen lajirunsaus suurinta	Potentiaalinen lajirunsaus pienintä
<b>Kaikki lajit</b>	Välimeren niemimailla, eteläisessä Länsi-Euroopassa, Mustanmeren ympäristössä ja Karpaattien alueella.	Mannerjäätikköä ympäröivillä alueilla.
<b>Välimerelliset lajit</b>	Välimeren niemimaiden eteläisillä alueilla ja saarilla.	Suotuisia alueita ei juurikaan Välimerenalueen ulkopuolella.
<b>Temperaattiset lajit</b>	Eteläisessä Länsi-Euroopassa, Apenniinien niemimaalla, Balkanilla ja Mustanmeren ympäristössä.	Alppien pohjoispuolella ja itäisessä Euroopassa.
<b>Boreaaliset lajit</b>	Laajoilla alueilla Alppien pohjois- ja itäpuolella.	Välimeren niemimaiden eteläosissa, etenkin Iberiassa.
<b>Arktiset lajit</b>	Alppien pohjoispuolella.	Alppien eteläpuolella.

Nykyajan isoimmat esiintymisalueet tutkimusalueella olivat temperaattisilla lajeilla ja pienimmät välimerellisillä, joskaan arktisilla lajeilla esiintymisalueet eivät olleet merkittävästi isompia (kuva 16). LGM-projektioissa tutkimusalueen jäätömällä alueilla isoimmat potentiaaliset esiintymisalueet olivat puolestaan boreaalisilla lajeilla ja pienimmät tässäkin tapauksessa välimerellisillä lajeilla (kuva 16). Kun tarkasteltiin lajien nykyajan levinneisyysalueiden latitudinaalista laajuutta, laajimmat levinneisyysalueet olivat temperaattisilla ja boreaalisilla lajeilla, suppeimmat välimerellisillä lajeilla (kuva 17). Vastaavasti LGM-projektioissa laajimmat levinneisyydet olivat boreaalisilla ja arktisilla lajeilla, suppeimmat välimerellisillä lajeilla (kuva 17). Lajiryhmien latitudinaalinen levinneisyys painottui LGM:n aikaan kaikilla lajiryhmillä nykyistä etelämmäs ja suurin ero nykyajan ja LGM:n välillä oli arktisilla lajeilla, pienin välimerellisillä lajeilla (taulukko 10).



Kuva 16. a) Lajiryhmien nykyisten esiintymisalueiden koot havaintoaineiston kattamalla alueella (5 152 943 km<sup>2</sup>). Nykyaajan isoimmat esiintymisalueet olivat temperaattisilla lajeilla, pienimmät välimerellisillä. b) Lajiryhmien potentiaalisten esiintymisalueiden koot LGM-projektioissa (jäättömän alueen pinta-ala 4 917 558 km<sup>2</sup>). LGM-projektioissa isoimmat esiintymisalueet olivat boreaalisilla lajeilla, pienimmät välimerellisillä. Nykyaajan ja LGM-projektioiden esiintymisalueiden alat eivät ole täysin vertailukelpoisia, sillä nykyaajan havaintoaineiston resoluutio oli karkeampi kuin LGM-projektioissa käytetty, minkä lisäksi LGM-projektioissa alue jatkuu pidemmälle itään.



Kuva 17. Lajiryhmien levinneisyysalueiden latitudinaalinen laajuus nykyaikana (havaittu) sekä LGM-projektioissa (ennustettu). Nykyaikana temperaattisilla ja boreaalisilla lajeilla oli laajimmat levinneisyysalueet, välimerellisillä suppeimmat. LGM-projektioissa boreaalisilla ja arktisilla lajeilla oli laajimmat levinneisyydet, välimerellisillä suppeimmat. Lukuja tarkastellessa tulee ottaa huomioon, että yksikin muista erillään oleva suotuisa solu voi vaikuttaa lukemaan huomattavasti ja siksi lukuja olisikin hyvä verrata myös ryhmien lajirunsauskarttoihin realistisemmän kokonaiskuvan saamiseksi.



Taulukko 10. Lajiryhmien levinneisyyden perusteella painotettu latitudinaalinen keskipiste nykyaikana ja LGM:n aikaan. Eri LGM-ilmastosimulaatioiden välillä luvuissa ei ollut juurikaan eroja, joten tässä on esitetty vain kaikkien kolmen LGM-simulaation ennusteiden keskiarvo. Kaikkien lajiryhmien painotetut latitudinaaliset keskipisteet sijaitsivat LGM:n aikaan etelämpänä kuin nykyaikana. Suurin muutos oli arktisten lajien kohdalla, pienin välimerellisten.

Lajiryhmä	Leveyspiiri, ° P		
	Nykyaika	LGM ka.	Erotus
Kaikki lajit	49	45	4
Välimerelliset	41	39	2
Temperaattiset	49	44	5
Boreaaliset	56	48	8
Arktiset	66	51	15

## 9. Tulosten tarkastelu

### 9.1 Mallinnuksen onnistuminen

Tulokset osoittavat, että eurooppalaisten nisäkkäiden laaja-alaisen levinneisyyden mallintaminen nykyajan ilmasto-olosuhteiden pohjalta on mahdollista jo pienellä määrällä selittäviä muuttujia. Perusmallien suoriutumisessa eri lajeilla oli kuitenkin havaittavissa selviä eroja ja toisten lajien ja lajiryhmien mallintaminen onnistui paremmin kuin toisten. Lajikohtaisista eroista huolimatta kaikille tutkimuksen lajeille oli mahdollista muodostaa koontimallit, joten kaikille lajeille pystyttiin tekemään ennusteet LGM:n aikaisista ilmastollisesti potentiaalisista levinneisyysalueista.

Eri mallinnusmenetelmien suoriutumisessa oli vaihtelua, mikä on havaittu tutkimuksissa ennenkin (Elith et al. 2006; Heikkinen et al. 2012; Crimmins et al. 2013; Qiao et al. 2015). Keskimäärin erot jäivät kuitenkin melko pieniksi, vaikka käytetyt menetelmät edustivatkin hyvin erityyppisiä menetelmiä. Jokainen menetelmä myös sai korkeimmat AUC- ja TSS-arvot ainakin muutamilla lajeilla, mikä vahvistaa näkemystä, ettei mikään tietty menetelmä ole paras kaikissa tilanteissa (Qiao et al. 2015). Voi siis todeta, että mallinnusmenetelmän tyyppi itsessään ei ainakaan näiden tulosten valossa ollut ratkaisevin tekijä mallinnusmenestyksen kannalta. Tuloksista oli lisäksi havaittavissa, että kokonaisuudessaan erot eri menetelmien välillä olivat suhteessa pienempiä kuin erot eri lajien välillä ja tämä tulos on yhteneväinen aikaisempien havaintojen kanssa (Guisan et al. 2007; Dobrowski et al. 2011). Lopullisissa

LGM-ennusteissa yksittäisten mallinnusmenetelmien vaihtelua tasasi vielä se, että mallinnukset tehtiin useista riittävän ennustustarkkuuden omaavista perusmalleista koostetuilla koontimalleilla.

On esitetty, että erot eri lajien mallinnusmenestyksessä olisivat yhteydessä lajin ekologisiin ominaisuuksiin ja maantieteellisiin piirteisiin, sillä on saatu tuloksia, joiden mukaan lajin alhainen prevalenssi, pieni levinneisyysalue, tiukat ekologiset vaatimukset habitaatin suhteen ja marginaalinen ekolokeron sijainti suhteessa vallitsevaan ilmastoon ennakoivat hyviä mallinnustuloksia (Luoto et al. 2005; Hernandez et al. 2006; Guisan et al. 2007; McPherson & Jetz 2007; Marmion et al. 2009b). Tämän on spekuloitu olevan seurausta siitä, että tällaiset lajit olisivat useammin spesialisteja, joiden ekolokeroiden tunnistaminen ja mallintaminen on helppoa. Vastaavasti yleiset ja laajoilla maantieteellisillä alueilla esiintyvät lajit olisivat todennäköisemmin habitaattigeneralisteja, jotka pystyvät selviytymään hyvinkin erilaisissa ympäristöissä ja olosuhteissa ja joiden ekolokeroiden määrittely on vaikeampaa, jolloin myös mallinnustulokset ovat heikompia. Toki on myös kyseenalaistettu, ovatko esimerkiksi ekologisilta ominaisuuksiltaan tai levinneisyydeltään rajoittuneempien lajien hyvät mallinnustulokset seurausta enemmän ekologiasta vai metodologisista valinnoista (Jiménez-Valverde et al. 2008). Niin ikään lajien prevalenssin vaikutuksesta mallinnustuloksiin ja mallien arviointimetodien merkityksestä käydään jatkuvaa keskustelua (McPherson et al. 2004; Lobo et al. 2008; Lawson et al. 2014; Leroy et al. 2017; Somodi et al. 2017).

Tässä tutkimuksessa ei otettu huomioon lajien habitaattivaatimuksia, mutta tuloksista oli havaittavissa, että yksittäisillä lajeilla keskiarvoistetut AUC- ja TSS-arvot olivat keskimäärin hieman korkeampia alhaisemman prevalenssin ja suppeamman levinneisyyden omaavilla lajeilla kuin yleisillä ja laajoilla alueella esiintyvillä lajeilla. Alhainen prevalenssi ei kuitenkaan automaattisesti tarkoittanut pelkästään hyviä perusmalleja, sillä monilla alhaisen prevalenssin omaavilla lajeilla yksittäisten perusmallien välinen vaihtelevuus oli suurta ja osa perusmalleista jäi pois lopullisista koontimalleista liian alhaisten AUC- ja/tai TSS-arvojen takia. Vastaavasti joukossa oli myös useampi yleinen laji, joiden mallinnus onnistui parhaimmillaan erinomaisesti. Alhaisen prevalenssin omaavat lajit olivat lisäksi todennäköisemmin niitä, joiden levinneisyyden latitudinaalinen laajuus oli suppea, kun mallinnusmenestys oli negatiivisesti yhteydessä laajaan latitudinaaliseen levinneisyyteen (ks. Luoto et al. 2005; Marmion et al. 2009b).

Lajiryhmittäin pohjoisten lajien mallinnus onnistui keskimäärin eteläisiä lajeja paremmin. On kuitenkin otettava huomioon, että eteläiset lajit muodostivat huomattavasti isomman ryhmän kuin pohjoiset lajit. Kahden melko samankokoisen ryhmän, välimerelliset ja boreaaliset lajit, vertailu tosin osoitti, että vaikka eteläisiin lajeihin kuuluvien välimerellisten lajien prevalenssi oli keskimäärin alhaisempi kuin pohjoisten boreaalisten lajien ja latitudinaalinen levinneisyys oli välimerellisillä lajeilla pienempi, ryhmänä boreaalisten lajien mallintaminen onnistui kuitenkin paremmin. Sitä miksi välimerellisten lajien mallintaminen osoittautui boreaalisia lajeja haastavammaksi, tai vastaavasti eteläisten lajien pohjoisia lajeja haastavammaksi, on mahdotonta sanoa ilman lisätutkimuksia. Kasvillisuuden osalta on kuitenkin saatu tuloksia, joiden mukaan ilmasto selittää lajien levinneisyyden vaihtelua paremmin Euroopan pohjoisosissa kuin eteläosissa (Normand et al. 2009) ja lajit, jotka täyttävät vähiten niiden potentiaalisesta ekolokerosta keskittyvät eteläiseen Eurooppaan (Svenning & Skov 2004). Vastaavasti useilla eri taksoneilla on havaittu, että leviämisrajoitteet ovat merkittävämpiä levinneisyyttä selittäviä tekijöitä rajoitetuilla alueilla esiintyvillä lajeilla, kun taas makroilmasto on tärkeämpi tekijä laajan levinneisyyden omaavilla lajeilla (Normand et al. 2011; Baselga et al. 2012). Voi siis esimerkiksi olla, etteivät valitut ympäristömuuttujat pysty selittämään eteläisten lajien levinneisyyttä samalla tavalla kuin pohjoisten lajien, mikä tulee esille heikompina mallinnustuloksina. Voi myös olla, että muut kuin ilmastosta johtuvat leviämisrajoitteet vaikuttavat välimerellisten lajien levinneisyyteen muita ryhmiä enemmän, kun ottaa huomioon, että välimerellisten lajien nykyiset levinneisyysalueet olivat kooltaan muita ryhmiä selvästi pienempiä ja rajoittuneet yhtä lajia lukuun ottamatta aina vain yhden Välimeren niemimaan alueelle. Nyky aikaan projisoiduissa levinneisyysennusteissa välimerellisillä lajeilla ei myöskään ollut havaittavissa samanlaisia yhtä selvästi yhden niemimaan alueelle rajoittuneita levinneisyyskuvioita kuin todellisuudessa (tulokset eivät näkyvissä), mikä sekin osaltaan viittaa muihin kuin ilmastosta johtuviin rajoitteisiin.

Ympäristömuuttujien suhteellisissa merkityksissä oli havaittavissa vaihtelua eri lajien ja lajiryhmien välillä, joskin ympäristömuuttujien GDD5:n ja TMIN:n välisen vahvan korrelaation ja ryhmien isojen kokoerojen takia tuloksiin tulee suhtautua varauksella. Kun kaikkia lajeja tarkasteltiin yhtenä ryhmänä, GDD5 oli merkittävin muuttuja useimmilla lajeilla, mutta ero GDD5:n ja TMIN:n välillä oli pieni, vain viisi lajia. Sen sijaan WBAL oli selvästi useimmiten vähiten merkittävä muuttuja, sillä vain viidesosalla lajeista se oli merkittävin muuttuja ja melkein kahdella kolmasosalla vähiten merkittävä. Tästä voisi päätellä, että yleisellä tasolla lämpötilaan liittyvät muuttujat GDD5 ja TMIN kykenevät selittämään lajien

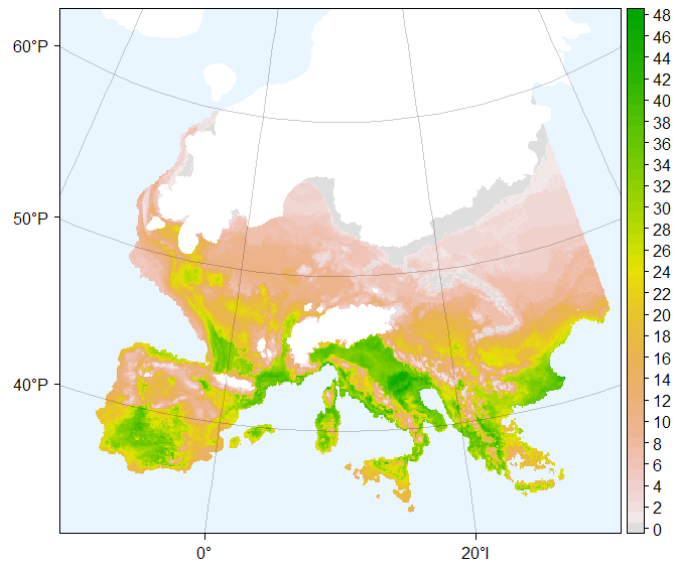
levinneisyyttä paremmin kuin kosteuteen liittyvä WBAL. Lajiryhmittäin oli puolestaan havaittavissa, että lämpötilaan liittyvät muuttujat olivat suhteellisesti merkittävämpiä pohjoisilla kuin eteläisillä lajeilla. Vastaavasti kaikki ne lajit, joilla WBAL oli merkittävin muuttuja, olivat eteläisiä lajeja. Lisäksi WBAL oli vähiten merkittävä muuttuja suuremmalla osalla pohjoisia kuin eteläisiä lajeja. Tämän perusteella voisi siis päätellä, että vesi rajoittaa todennäköisemmin eteläisten kuin pohjoisten lajien levinneisyyttä, vaikka laajalla skaalalla sen suhteellinen merkitys on kahta muuta muuttujaa pienempi Euroopan tasolla. Mielenkiintoista on, että kasveilla on saatu hyvin samansuuntaisia tuloksia (Normand et al. 2009), mikä toisaalta herättää myös kysymyksiä nisäkkäiden, ilmastomuuttujien ja kasvillisuuden välisestä suhteesta ja siitä, ovatko nisäkkäiden levinneisyysalueet kuinka suurelta osin suoraan seurausta ilmastomuuttujista ja kuinka suurelta osin ilmasto vaikuttaa niihin epäsuorasti kasvillisuuden kautta. Toisaalta myös esimerkiksi lajirunsauden suhteen on havaittu, että energia on useimmiten rajoittavana tekijänä kylmissä ja vesi lämpimissä ilmastoissa (Whittaker et al. 2007).

Jääkautinen ilmasto on ollut kokonaisuudessaan kylmempi ja kuivempi verrattuna nykyaikaan, minkä takia myös lajien esiintymiseen vaikuttavien ympäristömuuttujien merkitys on voinut poiketa nykyisestä. Tämä on mahdollista, sillä lajien havaitut vasteet ympäristömuuttujiin ovat yksilöllisiä ja ne vaihtelevat ja saavat eri muotoja muuttujista ja tilanteesta riippuen (Hirzel & Le Lay 2008). Toisin sanoen, kun vallitsevat ilmasto-olosuhteet muuttuvat, eri muuttujat ja niiden yhdistelmät voivat muuttua merkittäviksi, vaikka jossain toisessa tilanteessa ne eivät sitä olisikaan. Muutokset olosuhteissa vaikuttavat lajeihin etenkin silloin, kun liikutaan niiden sietokyvyn rajalla.

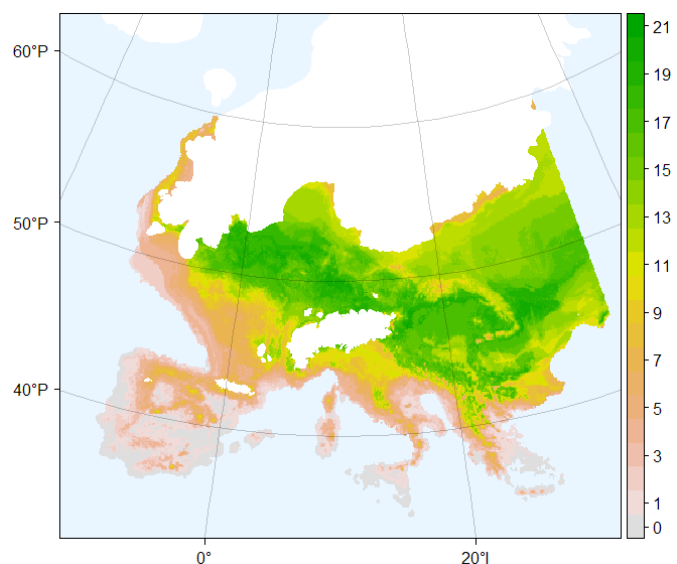
## 9.2 Lajien potentiaalinen levinneisyys ja lajirunsauden jakautuminen LGM:n aikaan

LGM-mallinnusten perusteella eteläisille lajeille on löytynyt jääkautisesta Euroopasta useita potentiaalisia refugia-alueita painottuen eteläiseen Eurooppaan ja vastaavasti pohjoisille lajeille suotuisia ilmasto-olosuhteita on esiintynyt laajalti ympäri Eurooppaa. Lajien potentiaaliset levinneisyysalueet olivat keskimäärin isompia pohjoisilla kuin eteläisillä lajeilla. Eteläisten lajien potentiaalinen lajirunsaus oli suurta perinteisiksi eteläisiksi refugioiksi miellettyillä Välimeren niemimailla, mutta myös niiden ulkopuolella eteläisessä Länsi-Euroopassa ja Mustanmeren rannikolla, vähemmässä määrin Karpaattien eteläosissa (kuva 18;

liite 18). Pohjoisten lajien potentiaalinen lajirunsaus oli suurta laajoilla alueilla Alppien pohjois- ja itäpuolella (kuva 19; liite 19), mikä viittaa siihen, etteivät pohjoiset lajit olleet välttämättä rajoittuneita yksittäisiin pohjoisiin refugioihin, vaan saattoivat sen sijaan selviytyä laajemmilla alueilla keski- ja itäisessä Euroopassa. Kaikkiaan potentiaalinen lajirunsaus oli keskittynyt LGM:n aikaan voimakkaammin eteläisemmille alueille kuin nykyään, osittain jo pelkästään pohjoista levinneisyyttä rajoittaneen mannerjäätikön takia. Yksittäisten lajien osalta LGM-projektioissa oli kuitenkin huomattavia maantieteellisiä eroja ilmastollisesti suotuisien alueiden sijainnissa ja koossa, mikä heijastelee lajien yksilöllisiä vasteita ilmastoon ja siinä tapahtuviin muutoksiin (esim. Bhagwat & Willis 2008; Stewart et al. 2010; Pedreschi et al. 2019).



Kuva 18. Eteläisten lajien potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna.



Kuva 19. Pohjoisten lajien potentiaalinen LGM-lajirunsaus CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna.

### 9.2.1 Eteläiset lajit

Eteläisiin lajeihin kuuluneiden välimerellisten ja temperaattisten lajien potentiaaliset LGM-aikaiset refugia-alueet painottuivat eteläiseen Eurooppaan, mutta kahden lajiryhmän ennusteet ilmastollisesti suotuisista alueista erosivat toisistaan selvästi: välimerelliset lajit olivat keskittyneet vahvasti perinteisiksi eteläisiksi refugioiksi mielletyille Välimeren niemimaille ja saarille, kun taas temperaattisille lajeille ennustettiin suotuisia alueita paljon laajemmin ympäri

Eurooppaa ja joillekin lajeille myös Alppien pohjoispuolelle. Ryhmien välillä oli huomattavia eroja myös potentiaalisten esiintymisalueiden koossa, sillä temperaattisille lajeille ennustettiin karkeasti noin kaksi kertaa isompia esiintymisalueita kuin välimerellisille lajeille, ja temperaattisten lajien ennustetut potentiaaliset levinneisyysalueet olivat niin ikään laajempia pohjois–etelä-suunnassa. Erot eteläisten ryhmien ennusteiden välillä eivät kuitenkaan ole yllätys, jos välimerellisten ja temperaattisten lajien nykyisiä levinneisyysalueita vertaa toisiinsa, sillä siinä missä välimerelliset lajit ovat keskittyneet nimensä mukaisesti Välimeren alueelle, tavataan joitain temperaattisiksi luokiteltuja lajeja pohjoisessa aina napapiiriä myöten. Tämän perusteella voi olettaa, että ainakin jotkut temperaattisista lajeista sietävät myös kylmempiä olosuhteita, ja tämä tulee esille myös laajempina potentiaalisina levinneisyysalueina jääkauden aikaan. Nykyaikaan verrattuna kummankin ryhmän LGM:n aikainen levinneisyyden painotettu latitudinaalinen keskipiste oli etelämpänä, mutta muutos oli suurempi temperaattisilla lajeilla. Tämä heijastelee osittain mannerjäätikön rajaavaa vaikutusta pohjoisessa, mikä vaikuttaa ennen kaikkea temperaattisiin lajeihin, ja vastaavasti Välimeren rajaavaa vaikutusta etelässä, mikä vaikuttaa suhteessa enemmän jo valmiiksi pidemmällä etelässä esiintyviin välimerellisiin lajeihin, jotka eivät pääse liikkumaan samalla tavalla etelämmäs kuin temperaattiset lajit.

Välimerellisille lajeille ennustettiin suotuisia alueita lähinnä etelän niemimaille muutamia poikkeuksia Länsi-Euroopan rannikolla ja Mustanmeren alueella lukuun ottamatta. Pääpiirteissään eri ilmastosimulaatioiden tuottamat ennusteet olivat melko samankaltaisia suurimpien eroavaisuuksien sijaitessa Mustanmeren alueella tutkimusalueen kaakkoisosissa. Nykyajan levinneisyyteen verrattuna selvin ero oli lajien painottumisessa selkeästi Välimeren niemimaiden eteläisiin osiin ja rannikkoalueille samalla kun niemimaiden pohjoisiin sisäosiin ei ennustettu suotuisia alueita kuin Iberiassa. Kyseisillä potentiaalisesti lajirunsailla alueilla oli LGM-ilmastosimulaatioiden mukaan suurimmat GDD5-arvot yhdistettynä TMIN-arvoihin, jotka eivät juurikaan laskeneet alle 0 °C:n, ja ilmastotyyppiltään välimerellisille lajeille suotuisat alueet ovatkin todennäköisesti olleet pääosin erityyppisiä lauhkeita ilmastoja (Becker et al. 2015). Välimerellisten lajien vastekäyristä pystyi havaitsemaan, että ryhmän lajeilla GDD5:n optimit olivat keskimäärin gradientin korkeammassa päässä ja TMIN optimit -5 °C yläpuolella (tulokset eivät näkyvissä). Kun kyseisten muuttujien maksimi-arvot ovat olleet LGM:n aikaan pienempiä, on se voinut rajoittaa ryhmän lajien esiintymistä nykyistä enemmän, mikä puolestaan näkyy potentiaalisen lajirunsauden tiiviimpänä keskittymisenä tietyille eteläisille alueille LGM:n aikaan. On siis mahdollista, että energian ja talven olosuhteiden merkitys lajien

levinneisyyteen on ollut Välimerenkin alueella nykyistä suurempi, kun keskimääräiset lämpötilat ovat olleet alhaisempia.

Osittain nyt saatuja tuloksia välimerellisen ryhmän ilmastollisesti potentiaalisista refugia-alueista tukevat fossiililöydöt ja fylogeografia, joiden perusteella lajiryhmän lajeja on esiintynyt ainakin Iberiassa, mutta myös Pohjois-Italiassa (liite 20). Lajiryhmälle ei kuitenkaan juurikaan ennustettu suotuisia alueita Pohjois-Italiaan, ainoastaan muutamille lajeille hajanaisesti hyvin kapealle kaistaleelle Välimeren rannikolle. Jos fossiililöytö on luotettava ja todella kuvaa lajin jääkaudesta levinneisyyttä, antaa se viitteitä siitä, että ainakin joitain välimerellisiä lajeja on voinut esiintyä laajemminkin kuin mitä ennusteet antavat olettaa. Tämä puolestaan herättää kysymyksiä siitä, kuinka kattavasti välimerellisten lajien nykyisten levinneisyysalueiden ilmasto-olosuhteet kuvaavat kaikkia niiden sietämiä olosuhteita. Välimerellisten lajien tapauksessa nyt saatujen tulosten luotettavuutta on kuitenkin haastavaa arvioida laajemmin, koska fossiiliaineistot ja fylogeografiset tutkimukset kyseisten lajien osalta olivat hyvin rajalliset.

Temperaattisten lajien ilmastollisesti suotuisat alueet kattoivat ison osan jäädä vapaasta Euroopasta. On kuitenkin otettava huomioon, että temperaattiset lajit olivat kokonaisuudessaan hyvin iso ryhmä muihin verrattuna, minkä takia on myös todennäköisempää, että joukossa on ekologisilta ominaisuuksiltaan toisistaan poikkeavia lajeja, jotka myös pärjäävät hieman erilaisissa olosuhteissa. Lisäksi eri ilmastosimulaatioiden ennusteiden välillä oli huomattavia eroja etenkin pohjoisilla alueilla ja Länsi-Euroopan rannikolla, sillä siinä missä CCSM4-simulaatioissa temperaattisten lajien potentiaalinen levinneisyys ylsi monin paikoin pohjoiselle mannerjäätikölle asti, MIROC-ESM-simulaatioissa suotuisat alueet keskittyivät suurimmaksi osaksi leveyspiirin 50° P eteläpuolelle itäisintä Eurooppaa lukuun ottamatta. Simulaatioista MPI-ESM-P puolestaan arvioi Länsi-Euroopan rannikon paljon laajemmalti suotuisaksi kuin kaksi muuta simulaatiota. Lajien ja simulaatioiden eroista huolimatta ryhmän potentiaalinen lajirunsaus oli selvästi keskimääräistä suurempaa eteläisessä Länsi-Euroopassa, Alppien eteläpuolella Apenniinien niemimaalla, Balkanilla ja Mustanmeren rannikolla. Näiden alueiden lisäksi on syytä mainita Karpaattien alueen eteläiset osat ja Iberian lounais-/itäosat, jotka myös tulivat projektioissa esille, vaikkakin heikommin. Laaja-alaiset ilmasto-olosuhteet kyseisillä potentiaalisesti lajirunsailla alueilla ovat todennäköisesti olleet pääosin lauhkeita tai kylmätalvisia ja lämminkesäisiä (Beck et al. 2015).

Fossiililöydöt ja fylogeografiset tutkimukset tukevat ajatusta temperaattisten lajien refugioista Välimeren niemimailla, mutta myös niiden ulkopuolella etenkin eteläisessä Ranskassa sekä Karpaateilla, joidenkin lajien osalta mahdollisesti aina jopa Alppien pohjoispuolella asti (liite 20). Oletetaan, että pohjoiset refugiat ovat sijainneet laikuittaisesti alueilla, missä paikalliset olosuhteet ovat luoneet suotuisia mikroilmastoja topografialtaan heterogeenisessä ympäristössä (Stewart & Lister 2001; Hylander et al. 2015) ja että kyseiset alueet ovat sopineet laajan ekolokeron omaaville lajeille, jotka kykenevät nykyäänkin selviytymään pohjoisilla alueilla, nimellisesti leveyspiirin 60° P pohjoispuolella (Bhagwat & Willis 2008; Pedreschi et al. 2019). Nyt saadut tulokset tukevat osaltaan näitä havaintoja, sillä kun temperaattisen lajin nykyinen havaittu levinneisyys oli laaja ja ulottui vahvana pohjoisille alueille, LGM-projektioissa suotuisia alueita esiintyi todennäköisemmin niin Länsi-Euroopassa kuin myös Alppien pohjois- ja itäpuolella. Kuitenkin Länsi-Eurooppaan ja Mustanmeren alueelle sekä vähemmässä määrin Karpaattien eteläosiin ennustettiin suotuisia ilmasto-olosuhteita myös sellaisille lajeille, joiden nykyinen havaittu levinneisyys ei kattanut laajasti pohjoisia alueita.

Saatujen tulosten perusteella voi siis päätellä, että etenkin kylmempiä olosuhteita sietävillä temperaattisilla lajeilla vaikuttaisi ilmasto-olosuhteiden puolesta olleen mahdollisuus selviytyä useilla alueilla LGM:n aikaan, myös Välimeren alueen ulkopuolella. Sen sijaan niillä temperaattisilla lajeilla, joiden nykyinen levinneisyys ei yllä leveyspiirin 60° P pohjoispuolelle, suotuisat alueet ovat painottuneet enemmän perinteisille eteläisille refugia-alueille sekä eteläiseen Länsi-Eurooppaan ja Mustanmeren rannikolle. Koska käytännössä ilmaston lisäksi myös esimerkiksi habitaatti, ravinto, suoja ja lajienväliset vuorovaikutussuhteet vaikuttavat lajien toteutuneeseen levinneisyyteen, on todennäköistä, että myös nämä tekijät ovat vaikuttaneet lajien esiintymiseen etenkin hienommalla mittakaavalla tarkasteltuna. Näin ollen esimerkiksi siinä missä avointa kasvillisuutta on esiintynyt laajalti, on metsäisistä habitaateista riippuvaisten lajien esiintyminen ollut todennäköisesti laikuittaisempaa, mutta ei kuitenkaan pelkästään Välimeren niemimaille rajoittunutta (Willis & van Andel 2004; Svenning et al. 2008; Allen et al. 2010; Tzedakis et al. 2013; Juříčková et al. 2014).

### 9.2.2 Pohjoiset lajit

Pohjoisille lajeille mallit ennustivat ilmastollisesti suotuisia alueita laajalti ympäri Eurooppaa ja perinteisten eteläisten refugia-alueiden pohjoispuolelle. Osalle pohjoisia lajeja potentiaalisia



levinneisyysalueita ennustettiin myös Välimeren alueelle, missä suotuisat alueet keskittyivät enemmän etelän niemimaiden pohjois- ja sisäosiin (vrt. välimerelliset lajit). Suurimmat erot ennusteissa eri ilmastosimulaatioiden välillä sijaitsivat keskisessä Euroopassa leveyspiirin 50° P pohjoispuolella. Boreaalisten ja arktisten lajien selvin ero oli, että kun boreaalisille lajeille ennustetut potentiaaliset levinneisyysalueet kattoivat ison osan Eurooppaa leveyspiirin 40° P pohjoispuolella, arktisten lajien ennustetut alueet painottuivat tätä selvemmin vielä pohjoisemmille alueille, noin leveyspiirin 48° P pohjoispuolelle. Tämä näkyi myös siinä, että arktisten lajien levinneisyyden painotettu latitudinaalinen keskipiste oli pohjoisemmassa kuin boreaalisten lajien. Ennustetut potentiaaliset esiintymisalueet olivat boreaalisilla lajeilla kooltaan selvästi suurempia, mutta ryhmien latitudinaalinen levinneisyysalueiden laajuus oli kuitenkin samaa luokkaa. Tämä on seurausta siitä, että myös arktisille lajeille ennustettiin joitain harvoja esiintymisalueita etelään, vaikka levinneisyyden painopiste olikin selvästi pohjoisempana. Suurimmat potentiaaliset lajirunsaudet pohjoisille lajeille ennustettiin Alppien pohjois- ja itäpuolelle keskiseen ja itäiseen Eurooppaan. Näillä potentiaalisesti lajirunsaimmilla alueilla sekä GDD5- että TMIN-arvot ovat olleet paikoittain hyvinkin alhaisia ja vallinneet ilmastotyytit ovat todennäköisesti olleet kylmätalvisia mannerilmastoja ja tundraa (Beck et al. 2015).

Pohjoisille lajeille ennustetut laajat potentiaaliset levinneisyysalueet LGM:n aikaan piirtävät kuvaa jääkautisesta Euroopasta, missä ilmasto itsessään ei välttämättä rajoittanut kovin merkittävästi kylmiin olosuhteisiin sopeutuneiden nisäkkäiden laaja-alaista levinneisyyttä. Lisäksi ne herättävät kysymyksiä perinteisten eteläisten refugia-alueiden merkityksestä pohjoisille lajeille, sillä siinä missä kyseiset alueet ovat olleet merkittäviä lämpimiin olosuhteisiin sopeutuneille lajeille, eivät ne tulosten perusteella ole tarjonneet samalla tavalla muista alueista erottuvia keskimääräistä suotuisampia olosuhteita pohjoisille lajeille. On kuitenkin mahdollista, että pohjoisten lajien levinneisyysalueet ovat kattaneet mallinnustuloksia laajemmin myös Euroopan eteläisiä osia, sillä kylmiin olosuhteisiin sopeutuneiden lajien arvioitujen ekolokeroiden on tapana aliarvioida kyseisten lajien sietämiä lämpötiloja gradientin korkeammassa päässä (Araújo et al. 2013), mikä vastaavasti heijastuu nykyisten levinneisyshavaintojen pohjalta tehtyihin malleihin. Tulosten perusteella näyttää joka tapauksessa mahdolliselta, että ainakin osalla pohjoisia lajeja jääkautiset levinneisyysalueet ovat olleet jopa suurempia kuin mitä ne ovat nykyään, ja näiden lajien kohdalla ei oikeastaan voida edes puhua jääkautisista refugioista samalla tavalla kuin eteläisten lajien tapauksessa (Bennett & Provan 2008; Bhagwat & Willis 2008; Stewart et al. 2010).

Välimeren alueen ulkopuolella jääkautinen maisema on todennäköisesti ollut paikallisten olosuhteiden vaikutuksesta muodostunut mosaiikki tundraa, aroa ja metsää (Willis & van Andel 2004; Svenning et al. 2008; Allen et al. 2010; Janská et al. 2017), ja oletettavasti boreaalisia metsäisiä habitaatteja on esiintynyt myös Alppien pohjois- ja itäpuolella, joskin laikuittaisemmin kuin avoimia habitaatteja. Näin ollen on perusteltua olettaa, että suotuisten ilmasto-olosuhteiden lisäksi pohjoisemmilta alueilta on voinut löytyä myös suotuisia habitaatteja etenkin sopeutumiskykyisille ja laajan ekolokeron omaaville lajeille.

Pohjoisten lajien laaja-alainen levinneisyys LGM:n aikaan saa niin ikään tukea fossiililöydöistä ja fylogeografiasta (liite 20), joiden perusteella pohjoisia lajeja on esiintynyt niin Välimeren niemimailla kuin myös pohjoisemmilla alueilla läntisessä, keskisessä ja itäisessä Euroopassa. Sekä nyt saatuihin mallinnustuloksiin että aikaisempiin tutkimuksiin perustuen on siis mahdollista todeta, että pohjoiset lajit ovat hyvinkin voineet selviytyä laajoillakin alueilla jääkautisessa Euroopassa, eivätkä kyseisille lajeille suotuisat esiintymisalueet ole välttämättä sijainneet niin harvassa kuin aiemmin on oletettu.

### 9.3 Tutkimuksen luotettavuustarkastelu

Pelkkä lajin poissaolo joltain alueelta ei välttämättä kerro epäsuotuisista ilmasto-olosuhteista, sillä laji voi puuttua alueelta myös esimerkiksi leviämisrajoitteista tai alueen bioottisista interaktioista johtuen (Svenning & Skov 2004; Soberón & Peterson 2005; Baselga et al. 2012; Wisz et al. 2013) ja myös ihminen vaikuttaa merkittävästi lajien esiintymiseen (Dirzo et al. 2014; Faurby & Svenning 2015; Di Marco & Santini 2015; Crees et al. 2016). Jos lajin levinneisyys on merkittävästi rajoittunut muiden kuin ilmastollisten syiden takia, voi lajin nykyinen havaittu levinneisyys antaa hyvin karkean ja jopa vääristyneen kuvan lajille suotuisista ilmasto-olosuhteista. Tämä luonnollisesti heijastuu nykyisen havaitun levinneisyyden pohjalta tehtyjen levinneisyysmallien ennusteisiin, joissa selittävinä muuttujina on käytetty ainoastaan ilmastomuuttujia. Niin ikään tutkimusalueen nykyinen ilmasto kattaa vain osan kaikista mahdollisista ilmasto-olosuhteista ja gradienteista, minkä takia kaikki lajien mahdollisesti sietämät ilmasto-olosuhteet eivät tule esille (esim. Varela et al. 2009; Veloz et al. 2012; Maiorano et al. 2013) ja tämä voi johtaa potentiaalisten levinneisyysalueiden aliarviointiin.

Tulosten kannalta on keskeistä, että valitut ympäristömuuttujat kykenevät selittämään lajien levinneisyyttä realistisesti ja ovat niitä, jotka vaikuttavat lajien levinneisyyteen suoraan (Guisan & Zimmermann 2000; Austin 2007; Petitpierre et al. 2017). Eläinten tapauksessa niiden vasteet ympäristömuuttujiin ovat kuitenkin osittain myös epäsuoria kasvillisuuden vaikutuksen takia. Ympäristömuuttujat valittiin ennalta nojaten aikaisempaan tutkimustietoon ekologisesti merkittävistä muuttujista, mitä voidaan pitää suositeltavana menetelmänä silloin, kun jokaiselle tutkittavalle lajille ei ole mahdollista valita lajispesifisiä muuttujia (Petitpierre et al. 2017). Samojen muuttujien käyttö useilla ekologisilta ja maantieteellisiltä ominaisuuksiltaan eroavilla lajeilla voi kuitenkin aiheuttaa sen, että valitut muuttujat ovat lajien yksilöllisten ominaisuuksien ja vasteiden takia merkittävämpiä toisilla lajeilla kuin toisilla ja siten myös mallit onnistuvat selittämään toisten lajien levinneisyyttä paremmin kuin toisten. Esimerkiksi Fløjgaard et al. (2009) havaitsivat omassa tutkimuksessaan talven minimilämpötilan sisällyttämisen malleihin lisäävän niiden ylisovittamista, mutta pohtivat myös, että tutkimuslajien ominaispiirteet saattoivat vaikuttaa tulokseen. Näin ollen on hyvinkin mahdollista, että joidenkin toisten, ekologisilta ominaisuuksiltaan erilaisten lajien kohdalla talven kylmyyden huomiotta jättäminen puolestaan vaikuttaa mallinnuksen onnistumiseen negatiivisesti, sillä lajien kylmänkestävyys vaihtelee (Araújo et al. 2013) ja sillä on myös havaittu olevan vaikutusta korkeammilla leveysasteilla esiintyvien lajien levinneisyyteen (Khaliq et al. 2017).

Ilmastomuuttujien ongelmana on niiden usein vahva kollineaarisuus ja tässä työssä muuttujien GDD5 ja TMIN välillä oli havaittavissa vahva korrelaatio ( $> |0,7|$ ). Suuren korrelaation takia ei ole mahdollista päätellä täysin varmasti liittyvätkö levinneisyyskuvioiden ja ilmaston välillä havaitut yhteydet enemmän lämpösummaan vai talven minimilämpötilaan, koska vahva korrelaatio ympäristömuuttujien välillä voi aiheuttaa ongelmia parametrien arvioinnissa (Dormann et al. 2013). Korrelaatiosta aiheutuvia ongelmia voi esiintyä myös silloin, jos lajin levinneisyyden ja ilmaston välistä kausaalista suhdetta ei tunneta riittävän hyvin ja ennusteita tehdään toiseen aikaan tai paikkaan, missä muuttujien välinen korrelaatorakenne on erilainen (Braunisch et al. 2013; Dormann et al. 2013). Kahden muuttujan välisen korrelaation ollessa vahva se ei kuitenkaan todennäköisesti vaihtelee ajassa kovin paljoa mittakaavan pysyessä samana, koska muuttujat ovat kausaalisesti linkittyneitä eikä kausaatio muutu (Dormann et al. 2013). Kun tässä työssä käytettyjen nykyajan ilmastoaineiston ja LGM-ilmastoaineistojen välisiä korrelaatorakenteita tarkasteltiin, oli havaittavissa, että ne muistuttivat toisiaan. Vaikka muuttujien välistä kollineaarisuutta ei pidetä toivottavana ominaisuutena, on saatu tuloksia,

ettei sen vaikutus mallinnukseen ole välttämättä merkittävän suuri (Petitpierre et al. 2017). Kollineaarisuus ei myöskään tarkoita, etteivätkö korreloituneet muuttujat voisi olla lajien levinneisyyden kannalta ekologisesti tärkeitä ja pitäviä tekijöitä. Tässäkin tapauksessa kyseisten ympäristömuuttujien (GDD5 ja TMIN) käyttö on perusteltua, sillä ne kuvaavat ilmaston eri puolia ja niiden käytölle on ekologiset perusteet (Prentice et al. 1992; Sykes et al. 1996; Fløjgaard et al. 2009).

On olennaista, että mallinuksissa käytetyt LGM-ilmastosimulaatiot (Gent et al. 2011; Watanabe et al. 2011; Giorgetta et al. 2013) kuvaavat realistisesti Euroopan ilmastoa LGM:n aikaan. Yleisiin virtausmalleihin perustuvat ilmastosimulaatiot tarjoavat laaja-alaista tietoa eri alueiden lämpötiloista ja sademääristä, mutta ovat herkkiä erilaisille epävarmuuksille ja oletuksille (Varela et al. 2015). Tämän takia eri ilmastosimulaatioiden välillä on eroja ja havaittuja ongelmia ovat esimerkiksi huomattavat ristiriidat lauhkeiden alueiden lämpötilaennusteissa ja tropiikin sademäärissä. Virtausmallien aiheuttaman vaihtelun on havaittu lisääntyvän sitä mukaa mitä kauemmas ajassa ennusteita tehdään (Buisson et al. 2010), minkä lisäksi epäanalogiset ilmasto-olosuhteet eri aikakausien välillä voivat aiheuttaa epävarmuutta malleihin (Fitzpatrick & Hargrove 2009; Owens et al. 2013; Li et al. 2018). Koska eri ilmastomallien tuottamat ilmastosimulaatiot voivat poiketa toisistaan merkittävästi samoillakin alueilla, tässä työssä tuota epävarmuutta pyrittiin vähentämään käyttämällä ja vertailemalla kolmen erilaisen LGM-ilmastosimulaation tuottamia spatiaalisia ennusteita lajeille ilmastollisesti potentiaalisista levinneisyysalueista. Lisäksi ympäristöaineiston resoluutio vaikuttaa siihen, minkä kokoisia ilmastollisesti suotuisia alueita tai refugioita pystytään havaitsemaan. Kun käytetty resoluutio on karkea, paikallisten mikrofugioiden havaitseminen on mahdotonta ja etenkin topografialtaan heterogeenisillä alueilla sijaitsevat mikroilmastoltaan suotuisat habitaattilaikut voivat jäädä havaitsematta (Dobrowski 2011; Meineri & Hylander 2017).

Käytetyt mallinnusmenetelmät ovat yksi merkittävä epävarmuuden ja tulosten vaihtelevuuden lähde levinneisyydshallinnuksessa (Segurado & Araújo 2004; Elith et al. 2006; Lawler et al. 2006; Marmion et al. 2009b; Qiao et al. 2015). Menetelmien erot tulevat selvästi esille etenkin silloin, kun mallit joutuvat ekstrapoloimaan eli esimerkiksi tilanteissa, missä malleja käytetään ennustamaan lajien levinneisyyskuvioita muuttuvissa olosuhteissa (Elith et al. 2010; Beaumont et al. 2016). Tässä työssä tuota yksittäisten mallinnusmenetelmien aiheuttamaan epävarmuutta pyrittiin vähentämään hyödyntämällä mallinnuksessa koontimenetelmiä (Araújo & New

2007). Koontimallien tuottamat ennusteet muodostuvat yksittäisten mallien keskeisistä trendeistä, mutta ne eivät aina ole parempia kuin yksittäisten mallien ennusteet, minkä takia niiden hyödyllisyyttä on myös kritisoitu (Crimmins et al. 2013; Hao et al. 2020). Tässä työssä yksittäisten mallien arviointiin tosin liittyy epävarmuutta, sillä vaikka aineisto oli jaettu joka lajin kohdalla satunnaisesti 20 kertaa kalibrointi- ja evaluointiaineistoiksi, ei arviointia voida pitää aidosti itsenäisenä ja tulokset voivat antaa liian optimistisen kuvan mallien suorituskyvystä spatiaalisen autokorrelaation takia (Dobrowski et al. 2011; Heikkinen et al. 2012; Roberts & Hamann 2012; Hao et al. 2020) ja siksi niihin tulee suhtautua kriittisesti. Tulevaisuudessa tätä epävarmuutta olisi mahdollista vähentää kiinnittämällä enemmän huomiota tapaan, jolla aineisto on jaettu (esim. Bahn & McGill 2013; Roberts et al. 2017). Vastaavasti koontimallien arviointi on puolueellista ilman aidosti itsenäistä evaluointiaineistoa (Georges 2014), minkä takia niiden arvioinnille ei annettu samalla tavalla huomiota kuin perusmallien arvioinnille. Pitää myös ottaa huomioon, että yksittäisten mallien korkeat arviointitulokset eivät ole tae mallien hyvästä siirrettävyydestä toiseen aikaan tai paikkaan (Dobrowski et al. 2011; Heikkinen et al. 2012; Crimmins et al. 2013), ja tämänkin takia koontimallien käyttö on perusteltua. Koontimenetelmät ovat siis potentiaalinen vaihtoehto silloin, kun ei olla varmoja mikä malli on lähinnä totuutta ja toimii parhaiten, kun se siirretään toiseen aikaan, sekä hyväksytään, että kaikki mallit ovat virheellisiä, mutta voivat siitä huolimatta tarjota hyödyllistä tietoa (Araújo & New 2007; Marmion et al. 2009a).

Koontimallien ennusteet muodostettiin enemmistöperiaatteella yksittäisten mallien binäärisistä ennusteista ilman painotuksia, mutta koontimallien muodostamiseen on olemassa myös muita tapoja ja valittu tapa voi vaikuttaa tuloksiin (esim. Marmion et al. 2009a; Zhu & Peterson 2017). Tuloksiin vaikuttaa niin ikään kynnysarvon valinta, jonka perusteella ennusteiden sijainnit määritellään joko suotuisiksi tai epäsuotuisiksi, sillä eri kynnysarvot voivat tuottaa huomattavan erilaisia arvioita suotuisista ja epäsuotuisista alueista (Pearson et al. 2004; Nenzén & Araújo 2011). Tässä työssä käytettiin kynnysarvoa, joka maksimoi mallin sensitiivisyyden ja spesifisyyden (esim. Liu et al. 2005), mutta se voi johtaa potentiaalisten levinneisyysalueiden aliarvioimiseen. Siksi tämänkaltaisissa tutkimuskysymyksissä voisikin harkita sellaisen kynnysarvon käyttöä, joka minimoi väärin negatiivisten havaintojen määrän (Pearson et al. 2004). Lisäksi mallinnuksessa käytettiin pitkälti biomod2:n oletusasetuksia, minkä takia esimerkiksi mallien parametrien optimoinnissa olisi todennäköisesti parannettavaa ja siihen huomiota kiinnittämällä voisi myös parantaa mallien suoritusta (Araújo & Guisan 2006).

## 9.4 Tutkimuksen kehitysideat

Nykyään suurin osa lajilevinneisyysmalleista perustuu vahvasti korrelaatioihin havaitun levinneisyyden ja ympäristömuuttujien välillä. Tämä tuo mukanaan mallinnuksen kannalta keskeisiä oletuksia, joista kaikilla ei kuitenkaan välttämättä ole ekologista pohjaa. Vaikka tiedetään, että laajalla skaalalla ilmasto vaikuttaa lajien levinneisyyksiin, on yksinkertaistus olettaa, että lajit esiintyvät kaikilla niille ilmastollisesti suotuisilla alueilla. Sen sijaan, että lajien ja ilmaston välinen tasapaino oletetaan, se olisikin syytä testata (esim. Svenning & Skov 2004), sillä mitä kauempana tasapainosta ollaan, sitä todennäköisemmin levinneisyysmallit antavat vääristyneitä tuloksia. Kattavamman käsityksen lajien sietämisestä olosuhteista voisi saada esimerkiksi käyttämällä mallinnuksessa lajien laajinta mahdollista levinneisyyttä (esim. Sánchez-Fernández et al. 2011) tai vastaavasti hyödyntämällä useamman eri aikakauden levinneisyystietoja kuten fossiiliaineistoja (esim. Maiorano et al. 2013). Tällä tavoin olisi mahdollista saada kattavampi kuva lajien vasteista ympäristömuuttujiin, minkä voi olettaa parantavan mallien luotettavuutta, kun niitä käytetään eri ajassa. Jos mahdollista, myös esimerkiksi mekanistisia menetelmiä voisi vaihtoehtoisesti hyödyntää mallinnuksessa (Kearney & Porter 2009).

Tässä työssä kaikilla lajeilla käytettiin samoja selittäviä muuttujia, mutta vaihtoehtoisesti jokaiselle lajille voisi tehdä yksilölliset mallit, jotka ottaisivat paremmin huomioon juuri kyseisen lajin ominaisuudet ja levinneisyyden kannalta merkittävimmät tekijät. Tämä mahdollistaisi mielenkiintoisen vertailun lajien välillä ympäristömuuttujien merkityksestä, esimerkiksi olisivatko lajikohtaiset muuttujakombinaatiot kuinka yksilöllisiä vai olisiko niistä löydettävissä jonkinlaisia yhtäläisyyksiä tai kaavoja. Tämä auttaisi myös tulevia levinneisyysmallinnusta hyödyntäviä tutkimuksia, jos kävisi esimerkiksi ilmi, että nisäkkäiden tietyt ekologiset ominaisuudet tai maantieteelliset piirteet ovat yhteydessä joidenkin tiettyjen ympäristömuuttujien selitysvoimaan. Lajikohtaisesti muodostettujen mallien tuloksia ja spatiaalisia ennusteita lajien potentiaalisista levinneisyysalueista voisi myös verrata nyt saatuihin tuloksiin, esimerkiksi onko ennustustarkkuutta mahdollista parantaa tällä tavoin tai muuttuvatko spatiaaliset ennusteet kuinka paljon, jos mallinnuksessa käytetyt muuttujat vaihtuvat. Kaiken tämä taustalla on ajatus, että kun levinneisyyteen vaikuttavia tekijöitä ja niiden merkityksiä ymmärretään paremmin, lähtökohdat tehdä ekologisesti uskottavia ja

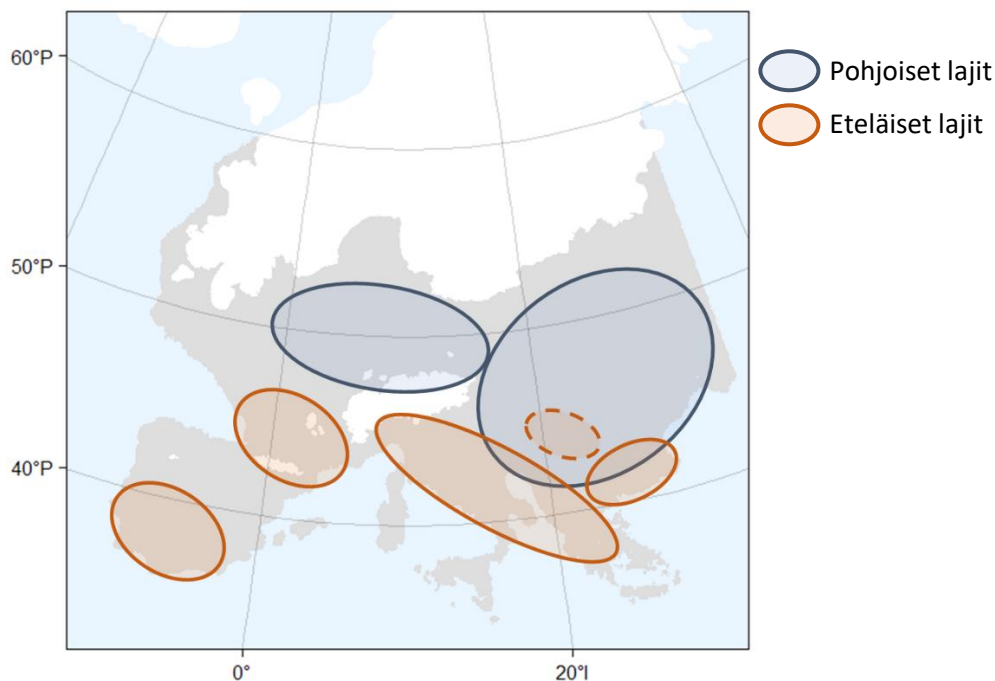
perusteltuja mallinnusvalintoja ovat paremmat, mikä puolestaan lisää levinneisyysmallien ekologista realismia ja uskottavuutta ja siten niiden hyödyllisyyttä eri tilanteissa.

## 10. Johtopäätökset

Tässä tutkimuksessa tarkasteltiin natiivien eurooppalaisten maanisäkkäiden ilmastollisesti potentiaalisia levinneisyysalueita LGM:n aikaan levinneisyysmallinnusta hyödyntäen. Mallinnettujen lajien määrä oli kokonaisuudessaan suuri ja antaa näin kattavan kuvan nisäkkäille suotuisten ilmasto-olosuhteiden esiintymisestä jääkaudisessa Euroopassa. Lisäksi lajien jako ryhmiin niiden suosimien elinympäristöjen ja nykyisen levinneisyyden perusteella paljasti eroja lajiryhmien LGM:n aikaisten potentiaalisten levinneisyysalueiden sijainnissa ja koossa.

Saadut tulokset ovat rohkaisevia, sillä jo pienellä määrällä selittäviä ilmastomuuttujia oli mahdollista mallintaa useiden nisäkäslajien laaja-alaista levinneisyyttä onnistuneesti. Lajikohtaisia eroja oli havaittavissa ja osalla lajeista levinneisyyden mallintaminen onnistui paremmin kuin toisilla, mutta yleisellä tasolla voidaan sanoa, että hyviä mallinnustuloksia on mahdollista saavuttaa myös ilman lajispesifisiä muuttujakombinaatioita, kun käytetyt muuttujat ovat ekologisesti järkeviä. On kuitenkin syytä ottaa huomioon, että valitut ympäristömuuttujat ovat merkittäviä etenkin kasvillisuudelle ja osittain kyseisten muuttujien vaikutukset nisäkkäiden levinneisyyteen voivatkin tulla esille epäsuorasti kasvillisuuden kautta. Lisäksi lajien maantieteelliset piirteet näyttivät vaikuttavan mallinnustuloksiin, minkä takia niihin olisi syytä kiinnittää huomiota. Olennaista on myös tehdä ero potentiaalisen ja toteutuneen levinneisyyden välille, ja tässä mallinnettiin nimenomaan ensimmäistä. Ennusteista voi tehdä päätelmiä lajeille suotuisten ilmasto-olosuhteiden esiintymisestä LGM:n aikaan, mutta se ei tarkoita, että lajit olisivat todellisuudessa esiintyneet kaikkialla näillä suotuisiksi arvioiduilla alueilla. Lisäksi koska mallit rakennettiin hyödyntämällä vain lajien nykyisiä havaittuja levinneisyyksiä tutkimusalueella ja jotka todennäköisesti kattavat vain osan kaikista lajeille suotuisista ilmasto-olosuhteista, ovat ennusteet potentiaalisista levinneisyysalueista suuremmalla todennäköisyydellä ala- kuin yläkanttiin arvioituja.

Nisäkkäille ennustettiin ilmastollisesti potentiaalisia levinneisyysalueita laajalti ympäri jääkaudesta Eurooppaa eikä pelkästään perinteisten eteläisten refugioiden alueelle. Eri LGM-ilmastosimulaatioiden tuottamissa ennusteissa oli eroja, mutta kaikissa oli havaittavissa lajien selvempi painottuminen nykyistä eteläisemmille alueille. Potentiaalisesti lajirunsaimmat alueet ennustettiin Välimeren niemimaille, eteläiseen Länsi-Eurooppaan, Mustanmeren ympäristöön ja Karpaattien alueelle. Vastaavasti alhaisimmat lajirunsaudet ennustettiin pohjoisen mannerjäätikön tuntumaan. Lajien ja lajiryhmien välillä oli kuitenkin huomattavia eroja siinä, minne LGM:n aikaisia potentiaalisia levinneisyysalueita ennustettiin ja minkä kokoisia ne olivat. Eteläisillä lajeilla levinneisyysalueiden painopiste oli Alppien eteläpuolisilla alueilla, kun taas pohjoisilla lajeilla se oli Alppien pohjois- ja itäpuolella (kuva 20). Pohjoisten lajien potentiaaliset levinneisyysalueet olivat myös keskimäärin isompia kuin eteläisten.



Kuva 20. Eteläisten ja pohjoisten lajien potentiaalisesti lajirunsaimmat alueet LGM:n aikaan. Eteläisten lajien lajirunsaimmat alueet sijaitsivat Alppien eteläpuolisessa Euroopassa, pohjoisten lajien Alppien pohjois- ja itäpuolella.

Eteläisistä lajeista välimerellisillä lajeilla oli huomattavasti rajoittuneemmat potentiaaliset levinneisyysalueet kuin temperaattisilla lajeilla ja ensin mainittu ryhmä olikin keskittynyt hyvin vahvasti perinteisille eteläisille refugia-alueille Välimeren niemimaiden eteläosiin, missä ilmasto-olosuhteet ovat LGM-simulaatioiden mukaan olleet leudoimmat. Temperaattisille lajeille sen sijaan ennustettiin suotuisia alueita laajalti ympäri jäästä vapaata Eurooppaa aivan pohjoisimpia alueita lukuun ottamatta. Eteläisten lajien potentiaalinen lajirunsaus oli suurinta



Välimeren niemimailla, eteläisessä Länsi-Euroopassa ja Mustanmeren rannikolla, vähemmässä määrin Karpaattien eteläosissa. Tulosten perusteella temperaattiset lajit eivät siis olisi keskittyneet ainoastaan perinteisiin eteläisiin refugioihin, vaan niiden lisäksi olisi ollut myös muita, pohjoisempia refugioita, ja nämä havainnot tukevat hypoteesia useista suotuisista refugia-alueista jääkautisessa Euroopassa.

Pohjoisten lajien potentiaaliset levinneisyysalueet kattoivat lähes koko Euroopan pois lukien vain joitain alueita Välimeren niemimaiden eteläosissa. Pohjoisista ryhmistä arktisten lajien potentiaaliset levinneisyysalueet olivat pienempiä ja painottuivat suurimmaksi osaksi Alppien pohjoispuolelle, kun taas boreaalisille lajeille ennustetut suotuisat alueet olivat isompia ja niitä esiintyi myös Välimeren alueella. Pohjoisten lajien potentiaalinen lajirunsaus oli suurta laajoilla alueilla keskistä ja itäistä Eurooppaa, eikä siinä ollut havaittavissa samanlaista keskittymistä millekään tietyille maantieteellisille alueille kuten eteläisillä lajeilla. Näiden tulosten valossa ei siis ole mahdotonta, etteivätkö kylmänkestävät, nykyään pohjoiset lajit olisi voineet selviytyä LGM:n aikaan myös Välimeren alueen ulkopuolisilla alueilla ja löytää potentiaalisia levinneisyysalueita laajoiltakin alueilta jääkautista Eurooppaa.

Nyt saadut tulokset piirtävät kuvaa monipuolisista levinneisyyskuvioista jääkautisessa Euroopassa, jotka eivät olleet rajoittuneet ainoastaan maanosan eteläisiin osiin. Ne tukevat ajatusta temperaattisten lajien pohjoisemmista refugioista perinteisten eteläisten refugioiden lisäksi ja vastaavasti pohjoisten lajien laajoista potentiaalisista levinneisyysalueista keskisessä ja itäisessä Euroopassa. Etenkin lajien nykyinen pohjoinen levinneisyys vaikuttaisivat olevan piirre, joka ennakoi laajojakin potentiaalisia levinneisyysalueita jääkautisessa Euroopassa. Tulosten valossa karuista ilmasto-olosuhteista huolimatta edes LGM:n aikaisesta Euroopasta ei vaikuttaisi löytyneen sellaisia jäätä vapaita alueita, missä mikään laji ei olisi ilmasto-olosuhteiden puolesta kyennyt selviytymään.

## Lähteet

- Allen, J. R. M., T. Hickler, J. S. Singarayer, M. T. Sykes, P. J. Valdes & B. Huntley (2010). Last glacial vegetation of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 29: 2604–2618.
- Allouche, O., A. Tsoar & R. Kadmon (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43: 1223–1232.
- Araújo, M. B. & A. Guisan (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- Araújo, M. B. & A. Rozenfeld (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography* 37: 406–415.
- Araújo, M. B. & A. T. Peterson (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modelling. *Ecology* 93: 1527–1539.
- Araújo, M. B. & M. Luoto (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743–753.
- Araújo, M. B. & M. New (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 42–47.
- Araújo, M. B. & R. G. Pearson (2005). Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28: 693–695.
- Araújo, M. B., D. Nogués-Bravo, J. A. F. Diniz-Filho, A. M. Haywood, P. J. Valdes & C. Rahbek (2008). Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8–15.
- Araújo, M. B., F. Ferri-Yáñez, F. Bozinovic, P. A. Marquet, F. Valladares & S. L. Chown (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters* 16: 1206–1219.
- Araújo, M. B., R. G. Pearson, W. Thuiller & M. Erhard (2005a). Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11: 1504–1513.
- Araújo, M. B., R. J. Whittaker, R. J. Ladle & M. Erhard (2005b). Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 529–538.
- Araújo, M. B., R. P. Anderson, A. M. Barbosa, C. M. Beale, C. F. Dormann, R. Early, R. A. Garcia, A. Guisan, L. Maiorano, B. Naimi, R. B. O'Hara, N. E. Zimmermann, C. Rahbek (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances* 5: eaat4858.
- Ashcroft, M. B. (2010). Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography* 37: 1407–1413.
- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Austin, M. P. (2007). Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1–19.
- Bahn, V. & B. J. McGill (2013). Testing the predictive performance of distribution models. *Oikos* 122: 321–331.
- Barbet-Massin, M. & W. Jetz (2014). A 40-year, continent-wide, multispecies assessment of relevant climate predictors for species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 20: 1285–1295.
- Barrio, I. C., C. G. Bueno, M. Gartzia, E. M. Soininen, K. S. Christie, J. D. M. Speed, V. T. Ravolainen, B. C. Forbes, G. Gauthier, T. Horstkotte, K. S. Hoset, T. T. Høye, I. S. Jónsdóttir, E. Lévesque, M. A. Mörsdorf, J. Olofsson, P. A. Wookey & D. S. Hik (2016). Biotic interactions mediate patterns of herbivore diversity in the Arctic. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1108–1118.
- Bartlein, P. J., S. P. Harrison, S. Brewer, S. Connor, B. A. S. Davis, K. Gajewski, J. Guiot, T. I. Harrison-Prentice, A. Henderson, O. Peyron, I. C. Prentice, M. Scholze, H. Seppä, B. Shuman, S. Sugita, R. S. Thompson, A. E. Viau, J. Williams & H. Wu (2011). Pollen-based continental climate reconstructions at 6 and 21 ka: a global synthesis. *Climate Dynamics* 37: 775–802.
- Baselga, A., J. M. Lobo, J.-C. Svenning & M. B. Araújo (2012). Global patterns in the shape of species geographical ranges reveal range determinants. *Journal of Biogeography* 39: 760–771.
- Beaumont, L. J., E. Graham, D. E. Duursma, P. D. Wilson, A. Cabrelli, J. B. Baumgartner, W. Hallgren, M. Esperón-Rodríguez, D. A. Nipperess, D. L. Warren, S. W. Laffan, J. VanDerWal (2016).

- Which species distribution models are more (or less) likely to project broad-scale, climate-induced shifts in species ranges? *Ecological Modelling* 342: 135–146.
- Beck, H. E., N. E. Zimmermann, T. R. McVicar, N. Vergopolan, A. Berg & E. F. Wood (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data* 5: 180214.
- Becker, D., J. Verheul, M. Zickel & C. Willmes (2015). *LGM paleoenvironment of Europe - Map*. CRC806-Database, doi: 10.5880/SFB806.15.
- Belmaker, J., P. Zarnetske, M.-N. Tuanmu, S. Zonneveld, S. Record, A. Strecker & L. Beaudrot (2015). Empirical evidence for the scale dependence of biotic interactions. *Global Ecology and Biogeography* 24: 750–761.
- Bennett, K. D. & J. Provan (2008). What do we mean by ‘refugia’? *Quaternary Science Reviews* 27: 2449–2455.
- Bennett, N. D., B. F.W. Croke, G. Guariso, J. H. A. Guillaume, S. H. Hamilton, A. J. Jakeman, S. Marsili-Libelli, L. T. H. Newham, J. P. Norton, C. Perrin, S. A. Pierce, B. Robson, R. Seppelt, A. A. Voinov, B. D. Fath & V. Andreassian (2013). Characterising performance of environmental models. *Environmental Modelling & Software* 40: 1–20.
- Bhagwat, S. A. & K. J. Willis (2008). Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography* 35: 464–482.
- Braconnot, P., B. Otto-Bliesner, S. Harrison, S. Joussaume, J.-Y. Peterchmitt, A. Abe-Ouchi, M. Crucifix, E. Driesschaert, Th. Fichefet, C. D. Hewitt, M. Kageyama, A. Kitoh, A. Laîné, M.-F. Loutre, O. Marti, U. Merkel, G. Ramstein, P. Valdes, S. L. Weber, Y. Yu & Y. Zhao (2007). Results of PMIP2 coupled simulations of the Mid-Holocene and Last Glacial Maximum – Part 1: experiments and large-scale features. *Climate of the Past* 3: 261–277.
- Braunisch, V., J. Coppes, R. Arlettaz, R. Suchant, H. Schmid & K. Bollmann (2013). Selecting from correlated climate variables: a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography* 36: 971–983.
- Breiman, L. (2001). Random Forest. *Machine Learning* 45: 5–32.
- Brown, J. H., G. C. Stevens & D. M. Kaufman (1996). The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.
- Buisson, L., W. Thuiller, N. Casalus, S. Lek & G. Grenouillet (2010). Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* 16: 1145–1157.
- Böhning-Gaese, K., T. Caprano, K. van Ewijk & M. Veith (2006). Range size: Disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors. *American Naturalist* 167: 555–567.
- Chamberlain, S. A., J. L. Bronstein & J. A. Rudgers (2014). How context dependent are species interactions? *Ecology Letters* 17: 881–890.
- Chen, I.-C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy & C. D. Thomas (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333: 1024–1026.
- Clark, P. U. & A. C. Mix (2002). Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 21: 1–7.
- Clark, P. U., A. S. Dyke, J. D. Shakun, A. E. Carlson, J. Clark, B. Wohlfarth, J. X. Mitrovica, S. W. Hostetler & A. M. McCabe (2009). The Last Glacial Maximum. *Science* 325: 710–714.
- Crase, B., A. Liedloff, P. A. Veski, Y. Fukuda & B. A. Wintle (2014). Incorporating spatial autocorrelation into species distribution models alters forecasts of climate-mediated range shifts. *Global Change Biology* 20: 2566–2579.
- Crees, J. J., C. Carbone, R. S. Sommer, N. Benecke & S. T. Turvey (2016). Millennial-scale faunal record reveals differential resilience of European large mammals to human impacts across the Holocene. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 283: 20152152.
- Crimmins, S. M., S. Z. Dobrowski & A. R. Mynsberge (2013). Evaluating ensemble forecasts of plant species distributions under climate change. *Ecological Modelling* 266: 126–130.
- Crotty, S. M. & M. D. Bertness (2015). Positive interactions expand habitat use and the realized niches of sympatric species. *Ecology* 96: 2575–2582.
- Cutler, D. R., T. C. Edwards Jr., K. H. Beard, A. Cutler, K. T. Hess, J. Gibson & J. J. Lawler (2007). Random Forest for classification in ecology. *Ecology* 88: 2783–2792.
- Di Marco, M. & L. Santini (2015). Human pressures predict species’ geographic range size better than biological traits. *Global Change Biology* 21: 2169–2178.

- Dirzo, R., H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. B. Isaac & B. Collen (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401–406.
- Dobrowski, S. Z. (2011). A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17: 1022–1035.
- Dobrowski, S. Z., J. H. Thorne, J. A. Greenberg, H. D. Safford, A. R. Mynsberge, S. M. Crimmins & A. K. Swanson (2011). Modeling plant ranges over 75 years of climate change in California, USA: temporal transferability and species traits. *Ecological Monographs* 81: 241–257.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. García Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell & S. Lautenbach (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dormann, C. F., J. M. McPherson, M. B. Araújo, R. Bivand, J. Bolliger, G. Carl, R. G. Davies, A. Hirzel, W. Jetz, W. D. Kissling, I. Kühn, R. Ohlemüller, P. R. Peres-Neto, B. Reineking, B. Schröder, F. M. Schurr & R. Wilson (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609–628.
- Duncan, R. P., P. Cassey & T. M. Blackburn (2009). Do climate envelope models transfer? A manipulative test using dung beetle introductions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 267: 1449–1457.
- Early, R. & S. A. Keith (2019). Geographically variable biotic interactions and implications for species ranges. *Global Ecology and Biogeography* 28: 42–53.
- Ehlers, J., P. L. Gibbard & P. D. Hughes (toim.) (2011). *Quaternary glaciations - extent and chronology: a closer look*. Elsevier, Amsterdam ja Oxford. 1108 s.
- Elith, J. & C. H. Graham (2009). Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32: 66–77.
- Elith, J. & J. R. Leathwick (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677–97.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Elith, J., J. R. Leathwick & T. Hastie (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77: 802–813.
- Elith, J., M. Kearney & S. Phillips (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 330–342.
- Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. En Chee & C. J. Yates (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43–57.
- Faurby, S. & J.-C. Svenning (2015). Historic and prehistoric human-driven extinctions have reshaped global mammal diversity patterns. *Diversity and Distributions* 21: 1155–1166.
- Fielding, A. H. & J. F. Bell (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- Fitzpatrick, M. C. & W. W. Hargrove (2009). The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation* 18: 2255–2261.
- Fløjgaard, C., S. Normand, F. Skov & J.-C. Svenning (2009). Ice age distributions of European small mammals: insights from species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 36: 1152–1163.
- Fløjgaard, C., S. Normand, F. Skov & J.-C. Svenning (2011). Deconstructing the mammal species richness pattern in Europe – towards an understanding of the relative importance of climate, biogeographic history, habitat heterogeneity and humans. *Global Ecology and Biogeography* 20: 218–230.
- Franklin, J. (2010). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge. 320 s.
- Gaston, K. J. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford. 266 s.

- Gaston, K. J. (2009). Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276: 1395–1406.
- Gavin, D. G., M. C. Fitzpatrick, P. F. Gugger, K. D. Heath, F. Rodríguez-Sánchez, S. Z. Dobrowski, A. Hampe, F. S. Hu, M. B. Ashcroft, P. J. Bartlein, J. L. Blois, B. C. Carstens, E. B. Davis, G. de Lafontaine, M. E. Edwards, M. Fernandez, P. D. Henne, E. M. Herring, Z. A. Holden, W. Kong, J. Liu, D. Magri, N. J. Matzke, M. S. McGlone, F. Saltré, A. L. Stigall, Y.-H. E. Tsai & J. W. Williams (2014). Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist* 204: 37–54.
- Gent, P. R., G. Danabasoglu, L. J. Donner, M. M. Holland, E. C. Hunke, S. R. Jayne, D. M. Lawrence, R. B. Neale, P. J. Rasch, M. Vertenstein, P. H. Worley, Z.-L. Yang & M. Zhang (2011). The Community Climate System Model Version 4. *Journal of Climate* 24: 4973–4991.
- Georges, D. (2014). *BIOMOD2 - Note on evaluation of ensemble-models*. <[https://rstudio-pubs-static.s3.amazonaws.com/38564\\_747d4bbf87704f0394734977bd4905c4.html](https://rstudio-pubs-static.s3.amazonaws.com/38564_747d4bbf87704f0394734977bd4905c4.html)>
- Giorgetta, M. A., J. Jungclaus, C. H. Reick, S. Legutke, J. Bader, M. Böttinger, V. Brovkin, T. Crueger, M. Esch, K. Fieg, K. Glushak, V. Gayler, H. Haak, H.-D. Hollweg, T. Ilyina, S. Kinne, L. Kornblueh, D. Matei, T. Mauritsen, U. Mikolajewicz, W. Mueller, D. Notz, F. Pithan, T. Raddatz, S. Rast, R. Redler, E. Roeckner, H. Schmidt, R. Schnur, J. Segschneider, K. D. Six, M. Stockhause, C. Timmreck, J. Wegner, H. Widmann, K.-H. Wieners, M. Claussen, J. Marotzke & B. Stevens (2013). Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled Model Intercomparison Project phase 5. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems* 5: 572–597.
- Godsoe, W., N.J. Holland, C. Cosner, B. E. Kendall, A. Brett, J. Jankowski & R. D. Holt (2017). Interspecific interactions and range limits: contrasts among interaction types. *Theoretical Ecology* 10:167–179.
- González-Salazar, C., C. R. Stephens & P. A. Marquet (2013). Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factors as mediators of species' distributions. *Ecological Modelling* 248: 57–70.
- Graham, R. W., E. L. Lundelius Jr., M. A. Graham, E. K. Schroeder, R. S. Toomey, E. Anderson, A. D. Barnosky, J. A. Burns, C. S. Churcher, D. K. Grayson, R. D. Guthrie, C. R. Harington, G. T. Jefferson, L. D. Martin, H. G. McDonald, R. E. Morlan, H. A. Semken Jr., S. D. Webb, L. Werdelin & M. C. Wilson (1996). Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations. *Science* 272: 1601–1606.
- Grenouillet, G., L. Buisson, N. Casajus & S. Lek (2011). Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges. *Ecography* 34: 9–17.
- Guillera-Arroita, G., J. J. Lahoz-Monfort, J. Elith, A. Gordon, H. Kujala, P. E. Lentini, M. A. McCarthy, R. Tingley & B. A. Wintle (2015). Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography* 24: 276–292.
- Guisan, A & N. E. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Guisan, A., N. E. Zimmermann, J. Elith, C. H. Graham, S. Phillips & A. T. Peterson (2007). What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77: 615–630.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Hanspach, J. I. Kühn, O. Schweiger, S. Pompe & S. Klotz (2011). Geographical patterns in prediction errors of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 20: 779–788.
- Hao, T., J. Elith, J. J. Lahoz-Monfort & G. Guillera-Arroita (2020). Testing whether ensemble modelling is advantageous for maximising predictive performance of species distribution models. *Ecography* 43: 549–558.
- Hastie, T. & R. Tibshirani (1987). Generalized additive models: some applications. *Journal of the American Statistical Association* 82: 371–386.
- He, Q., M. D. Bertness & A. H. Altieri (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters* 16: 695–706.
- Heikkinen, R. K., Marmion M. & M. Luoto (2012). Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography* 35: 276–288.

- Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. B. Araújo, R. Virkkala, W. Thuiller & M. T. Sykes (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30: 751–777.
- Helmens, K. F. (2014). The Last Interglacial–Glacial cycle (MIS 5e2) re-examined based on long proxy records from central and northern Europe. *Quaternary Science Reviews* 86: 115–143.
- Hernandez P. A., C. H. Graham, L. L. Master & D. L. Albert (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773–785.
- Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 359: 183–195.
- Heyman, B. M., J. Heyman, T. Fickert & J. M. Harbor (2013). Paleo-climate of the central European uplands during the last glacial maximum based on glacier mass-balance modeling. *Quaternary Research* 79: 49–54.
- Hickling, R., D. B. Roy, J. K. Hill, R. Fox & C. D. Thomas (2006). The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12: 450–455.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hirzel, A. H. & G. Le Lay (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45: 1372–1381.
- Holt, R. D., T. H. Keitt, M. A. Lewis, B. A. Maurer & M. L. Taper (2005). Theoretical models of species' borders: single species approaches. *Oikos* 108: 18–27.
- Hughes, P. D., P. L. Gibbard & J. Ehlers (2013). Timing of glaciation during the last glacial cycle: evaluating the concept of a global 'Last Glacial Maximum' (LGM). *Earth-Science Reviews* 125: 171–198.
- Hylander, K., J. Ehrlén & M. Luoto (2015). Microrefugia: not for everyone. *AMBIO* 44: 60–68.
- IPCC (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (toim.). Cambridge University Press, Cambridge ja New York. 1535 s.
- IUCN (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Versio 2020-1. IUCN Global Species Programme Red List Unit. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Janská, V., B. Jiménez-Alfaro, M. Chytrý, J. Divišek, O. Anenkhonov, A. Korolyuk, N. Lashchinskyi & M. Culek (2017). Palaeodistribution modelling of European vegetation types at the Last Glacial Maximum using modern analogues from Siberia: prospects and limitations. *Quaternary Science Reviews* 159: 103–115.
- Jarnevich, C. S., T. J. Stohlgren, S. Kumar, J. T. Morissette & T. R. Holcombe (2015). Caveats for correlative species distribution modelling. *Ecological Informatics* 29: 6–15.
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography* 21: 498–507.
- Jiménez-Valverde, A. & J. M. Lobo (2007). Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica* 31: 361–369.
- Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo & J. Hortal (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14: 885–890.
- Jiménez-Valverde, A., P. Acevedo, A. M. Barbosa, J. M. Lobo & R. Real (2013). Discrimination capacity in species distribution models depends on the representativeness of the environmental domain. *Global Ecology and Biogeography* 22: 508–516.
- Juříčková, L., J. Horáčková & V. Ložek (2014). Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. *Quaternary Research* 82: 222–228.
- Kearney, M. & W. Porter (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 334–350.

- Khaliq, I., K. Böhning-Gaese, R. Prinzing, M. Pfenninger & C. Hof (2017). The influence of thermal tolerances on geographical ranges of endotherms. *Global Ecology and Biogeography* 26: 650–668.
- Kharouba, H. M., J. L. McCune, W. Thuiller & B. Huntley (2013). Do ecological differences between taxonomic groups influence the relationship between species' distributions and climate? A global meta-analysis using species distribution models. *Ecography* 36: 657–664.
- de Lafontaine, G., C. A. A. Guerra, A. Ducouso & R. J. Petit (2014). Cryptic no more: soil macrofossils uncover Pleistocene forest microrefugia within a periglacial desert. *New Phytologist* 204: 715–729.
- Lahoz-Monfort, J. J., G. Guillera-Aroita & B. A. Wintle (2014). Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 23: 504–515.
- Laube, I., H. Korntheuer, M. Schwager, S. Trautmann, C. Rahbek & K. Böhning-Gaese (2013). Towards a more mechanistic understanding of traits and range sizes. *Global Ecology and Biogeography* 22: 233–241.
- Lawler, J. J., D. White, R. P. Neilson & A. R. Blaustein (2006). Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology* 12: 1568–1584.
- Lawson, C. R., J. A. Hodgson, R. J. Wilson & S. A. Richards (2014). Prevalence, thresholds and the performance of presence–absence models. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 54–64.
- Leroy, B., R. Delsol, B. Hugueny, C. N. Meynard, C. Barhoumi, M. Barbet-Massin & C. Bellard (2018). Without quality presence–absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance. *Journal of Biogeography* 45: 1994–2002.
- Li, Q., X. Kou, C. Beierkuhnlein, S. Liu & J. Ge (2018). Global patterns of nonanalogous climates in the past and future derived from thermal and hydraulic factors. *Global Change Biology* 24: 2463–2475.
- Liu, C., G. Newell & M. White (2019). The effect of sample size on the accuracy of species distribution models: considering both presences and pseudo-absences or background sites. *Ecography* 42: 535–548.
- Liu, C., M. White & G. Newell (2011). Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence–absence data. *Ecography* 34: 232–243.
- Liu, C., M. White & G. Newell (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40: 778–789.
- Liu, C., P. M. Berry, T. P. Dawson & R. G. Pearson (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385–393.
- Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde & R. Real (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145–151.
- Lobo, J. R. (2008). More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics* 5: 14–19.
- Louthan, A. M., D. F. Doak & A. L. Angert (2015). Where and when do species interactions set range limits? *Trends in Ecology & Evolution* 30: 780–792.
- Luoto, M., J. Pöyry, R. K. Heikkinen & K. Saarinen (2005). Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 14: 575–584.
- Magyari, E. K., D. Veres, V. Wennrich, B. Wagner, M. Braun, G. Jakab, D. Karátson, Z. Pál, G. Ferenczy, G. St-Onge, J. Rethemeyer, J.-P. Francois, F. von Reumont & F. Schäbitz (2014). Vegetation and environmental responses to climate forcing during the Last Glacial Maximum and deglaciation in the East Carpathians: attenuated response to maximum cooling and increased biomass burning. *Quaternary Science Reviews* 106: 278–298.
- Maiorano L., R. Cheddadi, N. E. Zimmermann, L. Pellissier, B. Petitpierre, J. Pottier, H. Laborde, B. I. Hurdu, P. B. Pearman, A. Psomas, J. S. Singarayer, O. Broennimann, P. Vittoz, A. Dubuis, M. E. Edwards, H. A. Binney & A. Guisan (2013). Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 22: 302–317.
- Marmion, M., M. Luoto, R. K. Heikkinen & W. Thuiller (2009b). The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Ecological Modelling* 220: 3512–3520.

- Marmion, M., M. Parviainen, M. Luoto, R. K. Heikkinen & W. Thuiller (2009a). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15: 59–69.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson & W. W. Hargrove (2004). Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305–314.
- McPherson, J. M. & W. Jetz (2007). Effects of Species' Ecology on the Accuracy of Distribution Models. *Ecography* 30: 135–151.
- McPherson, J. M., W. Jetz & D. J. Rogers (2004). The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology* 41: 811–823.
- Meier, E. S., F. Kienast, P. B. Pearman, J.-C. Svenning, W. Thuiller, M. B. Araújo, A. Guisan & N. E. Zimmermann (2010). Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography* 33: 1038–1048.
- Meineri, E. & K. Hylander (2017). Fine-grain, large-domain climate models based on climate station and comprehensive topographic information improve microrefugia detection. *Ecography* 40: 1003–1013.
- Merow, C., M. J. Smith, T. C. Edwards Jr, A. Guisan, S. M. McMahon, S. Normand, W. Thuiller, R. O. Wüest, N. E. Zimmermann & J. Elith (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography* 37: 1267–1281.
- Mitchell-Jones, A. J., G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M. Thissen, V. Vohralík & J. Zima (1999). *The atlas of European Mammals*. Academic Press, London.
- Musser, G., R. Hutterer, B. Kryštufek, N. Yigit & G. Mitsain (2016). *Mus musculus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016. <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T13972A22405706.en>>
- Nenzén, H. K. & M. B. Araújo (2011). Choice of threshold alters projections of species range shifts under climate change. *Ecological Modelling* 222: 3346–3354.
- Newsome, T. M., A. C. Greenville, D. Čirović, C. R. Dickman, C. N. Johnson, M. Krofel, M. Letnic, W. J. Ripple, E. G. Ritchie, S. Stoyanov & A. J. Wirsing (2017). Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature Communications* 8: 15469.
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography* 18: 521–531.
- Normand, S., U. A. Treier, C. Randin, P. Vittoz, A. Guisan & J.-C. Svenning (2009). Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 18: 437–449.
- Normand, S., R. E. Ricklefs, F. Skov, J. Bladt, O. Tackenberg & J.-C. Svenning (2011). Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278: 3644–3653.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao & K. R. Kassem (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933–938.
- Ordóñez, A. & J.-C. Svenning (2016). Strong paleoclimatic legacies in current plant functional diversity patterns across Europe. *Ecology and Evolution* 6: 3405–3416.
- Owens, H. L., L. P. Campbell, L. L. Dornak, E. E. Saupe, N. Barve, J. Soberón, K. Ingenloff, A. Lira-Noriega, C. M. Hensz, C. E. Myers & A. T. Peterson (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* 263: 10–18.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669.
- Pearson, R. G. & T. P. Dawson (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12: 361–371.
- Pearson, R. G., T. P. Dawson & C. Liu (2004). Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27: 285–298.



- Pearson, R. G., W. Thuiller, M. B. Araújo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T. P. Dawson & D. C. Lees (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704–1711.
- Pedreschi, D., O. García-Rodríguez, G. Yannic, E. Cantarello, A. Diaz, D. Golicher, A. H. Korstjens, G. Heckel, J. B. Searle, P. Gillingham, E. A. Hardouin & J. R. Stewart (2019). Challenging the European southern refugium hypothesis: species-specific structures versus general patterns of genetic diversity and differentiation among small mammals. *Global Ecology and Biogeography* 28: 262–274.
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817–827.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M. B. Araújo (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. 328 s.
- Peterson, A. T., M. Papeş & J. Soberón (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modelling. *Ecological Modelling* 213: 63–72.
- Petitpierre, B., O. Broennimann, C. Kueffer, C. Daehler & A. Guisan (2017). Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: lessons from cross-continental plant invasions. *Global Ecology and Biogeography* 26: 275–287.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Pigot, A. L. & J. A. Tobias (2013). Species interactions constrain geographic range expansion over evolutionary time. *Ecology Letters* 16: 330–338.
- Pigot, A. L., I. P. F. Owens & C. D. L. Orme (2010). The environmental limits to geographic range expansion in birds. *Ecology Letters* 13: 705–715.
- Prentice, C., W. Cramer, S. P. Harrison, R. Leemans, R. A. Monserud & A. M. Solomon (1992). A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117–134.
- van Proosdij, A. S. J., M. S. M. Sosef, J. J. Wieringa & N. Raes (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography* 39: 542–552.
- Provan, J. & K. D. Bennett (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 564–571.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.
- Qiao, H., J. Soberón & A. T. Peterson (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1126–1136.
- Qiao, H., X. Feng, L. E. Escobar, A. T. Peterson, J. Soberón, G. Zhu & M. Papeş (2019). An evaluation of transferability of ecological niche models. *Ecography* 42: 521–534.
- R Development Core Team (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. The R Foundation for Statistical Computing. <<https://www.r-project.org/>>
- Roberts, D. R. & A. Hamann (2012). Method selection for species distribution modelling: are temporally or spatially independent evaluations necessary? *Ecography* 35: 792–802.
- Roberts, D. R., V. Bahn, S. Ciuti, M. S. Boyce, J. Elith, G. Guillera-Arroita, S. Hauenstein, J. J. Lahoz-Monfort, B. Schröder, W. Thuiller, D. I. Warton, B. A. Wintle, F. Hartig & C. F. Dormann (2017). Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40: 913–929.
- Rull, V. (2009). Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36: 481–484.
- Sánchez-Fernández, D., J. M. Lobo & O. L. Hernández-Manrique (2011). Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential distributions: a case study using Iberian diving beetles. *Diversity and Distributions* 17: 163–171.
- Sandom, C., L. Dalby, C. Flojgaard, W. D. Kissling, J. Lenoir, B. Sandel, K. Trojelsgaard, R. Ejrnaes & J.-C. Svenning (2013). Mammal predator and prey species richness are strongly linked at macroscales. *Ecology* 94: 1112–1122.
- Sanín, C. & R. P. Anderson (2018). A framework for simultaneous tests of abiotic, biotic, and historical drivers of species distributions: empirical tests for North American wood warblers based on climate and pollen. *The American Naturalist* 192: E48–E61.

- Schmitt, T. & Z. Varga (2012). Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? *Frontiers in Zoology* 9: 22.
- Schweiger, A. H. & C. Beierkuhnlein (2016). Scale dependence of temperature as an abiotic driver of species' distributions. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1013–1021.
- Segurado, P. & M. B. Araújo (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31: 1555–1568.
- Segurado, P., M. B. Araújo & W. E. Kunin (2006). Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology* 43: 433–444.
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert & K. J. Rice (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 415–436.
- Slatyer, R. A., M. Hirst & J. P. Sexton (2013). Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters* 16: 1104–1114.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1123.
- Soberón, J. & A. T. Peterson (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- Sommer, R. S. & A. Nadachowski (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36: 251–265.
- Somodi, I., N. Lepesi & Z. Botta-Dukát (2017). Prevalence dependence in model goodness measures with special emphasis on true skill statistics. *Ecology and Evolution* 7: 863–872.
- Stewart, J. R. (2008). The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Reviews* 27: 2499–2508.
- Stewart, J. R. & A. M. Lister (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 608–613.
- Stewart, J. R., A. M. Lister, I. Barnes & L. Dalén (2010). Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277: 661–671.
- Svenning, J.-C. & F. Skov (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7: 565–573.
- Svenning, J.-C. & F. Skov (2007). Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 16: 234–245.
- Svenning, J.-C., C. Fløjgaard, K. A. Marske, D. Nógues-Bravo & S. Normand (2011). Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews* 30: 2930–2947.
- Svenning, J.-C., S. Normand & M. Kageyama (2008). Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96: 1117–1127.
- Svenning, J.-C., W. L. Eiserhardt, S. Normand, A. Ordoñez & B. Sandel (2015). The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 551–72.
- Sykes, M. T., I. C. Prentice & W. Cramer (1996). A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23: 203–233.
- Syphard, A. D. & J. Franklin (2009). Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography* 32: 907–918.
- Taberlet, P., L. Fumagalli, A.-G. Wust-Saucy & J.-F. Cosson (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* 16: 488–495.
- Thuiller, W. & D. Georges (2020). Package 'biomod2'. *Ensemble Platform for Species Distribution Modeling*. Versio 3.4.6. 105 s. <<https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>>
- Thuiller, W., B. Lafourcade, R. Engler & M. B. Araújo (2009). BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32: 369–373.
- Tingley, M. W., W. B. Monahan, S. R. Beissinger & C. Moritz (2009). Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *PNAS* 106: 19637–19643.

- Title, P. O. & J. B. Bemmels (2018). ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modelling. *Ecography* 41: 291–307.
- Tzedakis, P. C., B. C. Emerson & G. M. Hewitt (2013). Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 696–704.
- Varela, S., J. Rodríguez & J. M. Lobo (2009). Is current climatic equilibrium a guarantee for the transferability of distribution model predictions? A case study of the spotted hyena. *Journal of Biogeography* 36: 1645–1655.
- Varela, S., M. S. Lima-Ribeiro & L. C. Terribile (2015). A short guide to the climatic variables of the Last Glacial Maximum for biogeographers. *PLoS ONE* 10: e0129037.
- Veloz, S. D., J. W. Williams, J. L. Blois, F. He, B. Otto-Bliesner & Z. Liu (2012). No-analog climates and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Global Change Biology* 18: 1698–1713.
- Watanabe, S., T. Hajima, K. Sudo, T. Nagashima, T. Takemura, H. Okajima, T. Nozawa, H. Kawase, M. Abe, T. Yokohata, T. Ise, H. Sato, E. Kato, K. Takata, S. Emori & M. Kawamiya (2011). . MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments. *Geoscientific Model Development* 4: 845–872.
- Whittaker, R. J., D. Nogués-Bravo & M. B. Araújo (2007). Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16: 76–89.
- Williams, J. W., B. N. Shuman, T. Webb, P. J. Bartlein & P. L. Leduc (2004). Late-quaternary vegetation dynamics in North America: Scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs* 74: 309–334.
- Willis, K. J. & T. H. van Andel (2004). Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* 23: 2369–2387.
- Wisn, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J-A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M-C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup & J-C. Svenning (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15–30.
- Wisn, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763–773.
- Wu, H., J. Guiot, S. Brewer & Z. Guo (2007). Climatic changes in Eurasia and Africa at the last glacial maximum and mid-Holocene: reconstruction from pollen data using inverse vegetation modelling. *Climate Dynamics* 29: 211–229.
- Zhu, G.-P. & A. T. Peterson (2017). Do consensus models outperform individual models? Transferability evaluations of diverse modeling approaches for an invasive moth. *Biological Invasions* 19: 2519–2532.

## Liitteet

Liite 1. Tutkimuksen lajit. Lista on merkitty lajin nykyinen tieteellinen nimi, jos se poikkeaa lajiaineistossa käytetystä.

Nimi lajiaineistossa	Nykyinen tieteellinen nimi
<i>Alces alces</i>	
<i>Alopex lagopus</i>	<i>Vulpes lagopus</i>
<i>Apodemus agrarius</i>	
<i>Apodemus alpicola</i>	
<i>Apodemus flavicollis</i>	
<i>Apodemus mystacinus</i>	
<i>Apodemus sylvaticus</i>	
<i>Apodemus uralensis</i>	
<i>Arvicola sapidus</i>	
<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Arvicola amphibius</i>
<i>Bison bonasus</i>	
<i>Canis aureus</i>	
<i>Canis lupus</i>	
<i>Capra ibex</i>	
<i>Capra pyrenaica</i>	
<i>Capreolus capreolus</i>	
<i>Castor fiber</i>	
<i>Cervus elaphus</i>	
<i>Chionomys nivalis</i>	
<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Myodes glareolus</i>
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	<i>Myodes rufocanus</i>
<i>Clethrionomys rutilus</i>	<i>Myodes rutilus</i>
<i>Cricetulus migratorius</i>	
<i>Cricetus cricetus</i>	
<i>Crocidura leucodon</i>	
<i>Crocidura russula</i>	
<i>Crocidura suaveolens</i>	
<i>Dinaromys bogdanovi</i>	
<i>Dryomys nitedula</i>	
<i>Eliomys quercinus</i>	
<i>Erinaceus concolor</i>	<i>Erinaceus roumanicus</i>
<i>Erinaceus europaeus</i>	
<i>Felis silvestris</i>	
<i>Galemys pyrenaicus</i>	
<i>Glis glis</i>	
<i>Gulo gulo</i>	
<i>Hystrix cristata</i>	
<i>Lemmus lemmus</i>	
<i>Lepus corsicanus</i>	

<i>Lepus europaeus</i>	
<i>Lepus granatensis</i>	
<i>Lepus timidus</i>	
<i>Lutra lutra</i>	
<i>Lynx lynx</i>	
<i>Lynx pardinus</i>	
<i>Marmota marmota</i>	
<i>Martes foina</i>	
<i>Martes martes</i>	
<i>Meles meles</i>	
<i>Mesocricetus newtoni</i>	
<i>Micromys minutus</i>	
<i>Microtus agrestis</i>	
<i>Microtus arvalis</i>	
<i>Microtus cabreræ</i>	
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	
<i>Microtus felteni</i>	
<i>Microtus gerbei</i>	
<i>Microtus guentheri</i>	
<i>Microtus lusitanicus</i>	
<i>Microtus multiplex</i>	
<i>Microtus oeconomus</i>	
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	<i>Microtus levis</i>
<i>Microtus savii</i>	
<i>Microtus subterraneus</i>	
<i>Microtus thomasi</i>	
<i>Mus macedonicus</i>	
<i>Mus spicilegus</i>	
<i>Mus spretus</i>	
<i>Muscardinus avellanarius</i>	
<i>Mustela erminea</i>	
<i>Mustela eversmanii</i>	
<i>Mustela lutreola</i>	
<i>Mustela nivalis</i>	
<i>Mustela putorius</i>	
<i>Myomimus roachi</i>	
<i>Myopus schisticolor</i>	
<i>Nannospalax leucodon</i>	<i>Spalax leucodon</i>
<i>Neomys anomalus</i>	
<i>Neomys fodiens</i>	
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	
<i>Pteromys volans</i>	
<i>Rangifer tarandus</i>	
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	
<i>Rupicapra rupicapra</i>	
<i>Sciurus vulgaris</i>	

*Sicista betulina*

*Sorex alpinus*

*Sorex araneus*

*Sorex caecutiens*

*Sorex coronatus*

*Sorex granarius*

*Sorex isodon*

*Sorex minutissimus*

*Sorex minutus*

*Sorex samniticus*

*Spermophilus citellus*

*Suncus etruscus*

*Sus scrofa*

*Talpa caeca*

*Talpa europaea*

*Talpa occidentalis*

*Talpa romana*

*Talpa stankovici*

*Ursus arctos*

*Ursus maritimus*

*Vormela peregusna*

*Vulpes vulpes*

Liite 2. Tutkimuksen lajien jakautuminen eri lajiryhmiin. Ryhmittelyssä lajien nykyisiä levinneisyystietoja tarkasteltiin suhteessa Köppen-Geigerin ilmastoluokitukseen (Beck et al. 2018), terrestriisiin biomeihin (Olson et al. 2001) ja lajien habitaattipreferensseihin (IUCN 2020).

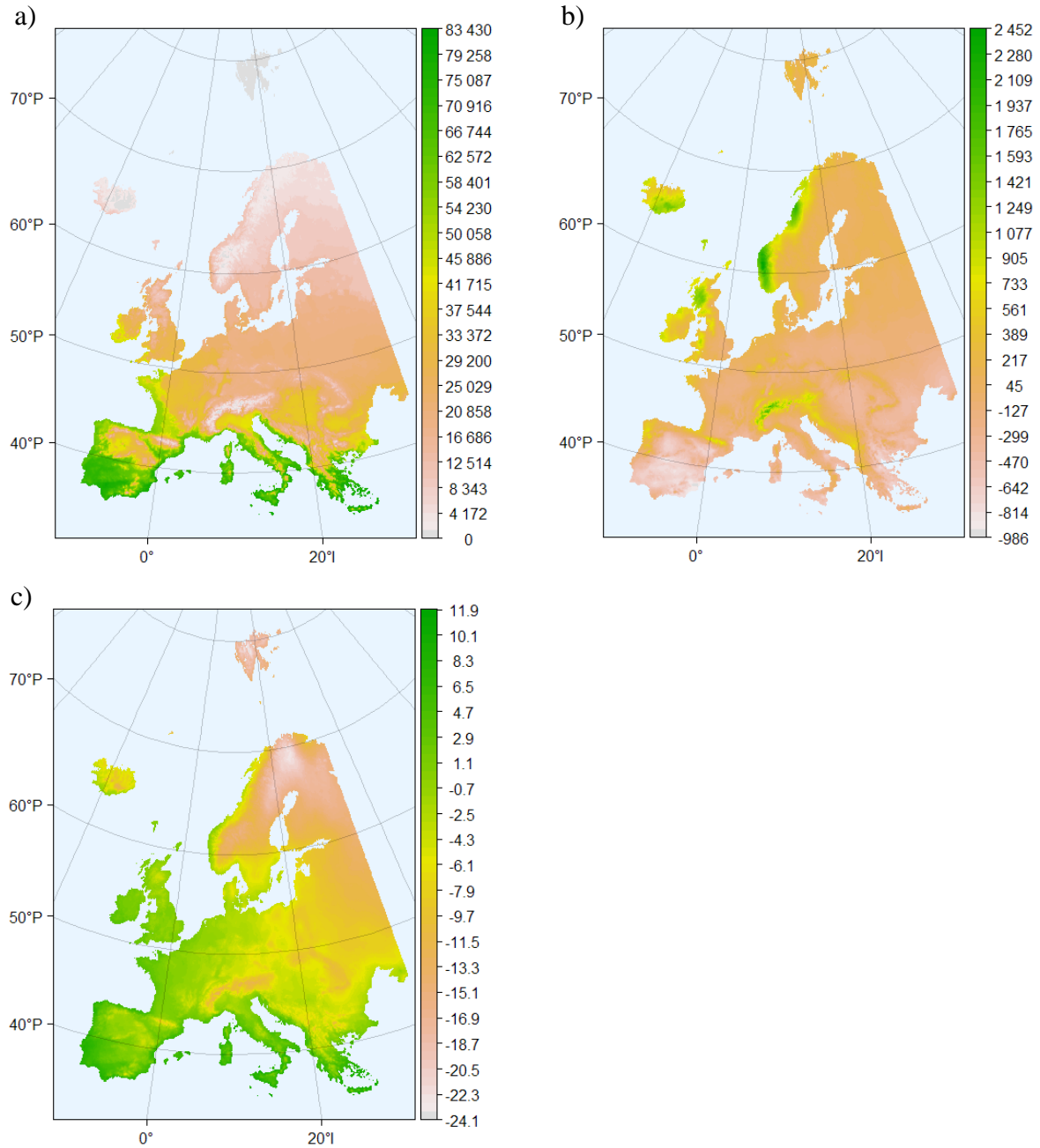
Väliamerelliset lajit: *Apodemus mystacinus*, *Capra pyrenaica*, *Cricetulus migratorius*, *Galemys pyrenaicus*, *Hystrix cristata*, *Lepus corsicanus*, *Lepus granatensis*, *Lynx pardinus*, *Microtus cabrae*, *Microtus duodecimcostatus*, *Microtus guentheri*, *Microtus lusitanicus*, *Microtus savii*, *Microtus thomasi*, *Mus macedonicus*, *Mus spretus*, *Myomimus roachi*, *Sorex granarius*, *Sorex samniticus*, *Suncus etruscus*, *Talpa occidentalis*, *Talpa romana*, *Talpa stankovici*.

Temperaattiset lajit: *Apodemus agrarius*, *Apodemus alpicola*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus sylvaticus*, *Apodemus uralensis*, *Arvicola sapidus*, *Arvicola terrestris*, *Bison bonasus*, *Canis aureus*, *Capra ibex*, *Capreolus capreolus*, *Castor fiber*, *Cervus elaphus*, *Chionomys nivalis*, *Cricetus cricetus*, *Crocidura leucodon*, *Crocidura russula*, *Crocidura suaveolens*, *Dinaromys bogdanovi*, *Dryomys nitedula*, *Eliomys quercinus*, *Erinaceus concolor*, *Erinaceus europaeus*, *Felis silvestris*, *Glis glis*, *Lepus europaeus*, *Lutra lutra*, *Marmota marmota*, *Martes foina*, *Martes martes*, *Meles meles*, *Mesocricetus newtoni*, *Micromys minutus*, *Microtus arvalis*, *Microtus felteni*, *Microtus gerbei*, *Microtus multiplex*, *Microtus rossiaemeridionalis*, *Microtus subterraneus*, *Mus spicilegus*, *Muscardinus avellanarius*, *Mustela eversmanii*, *Mustela lutreola*, *Mustela putorius*, *Nannospalax leucodon*, *Neomys anomalus*, *Neomys fodiens*, *Oryctolagus cuniculus*, *Rupicapra pyrenaica*, *Rupicapra rupicapra*, *Sciurus vulgaris*, *Sorex alpinus*, *Sorex araneus*, *Sorex coronatus*, *Sorex minutus*, *Spermophilus citellus*, *Sus scrofa*, *Talpa caeca*, *Talpa europaea*, *Vormela peregusna*, *Vulpes vulpes*.

Boreaaliset lajit: *Alces alces*, *Canis lupus*, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rufocanus*, *Clethrionomys rutilus*, *Gulo gulo*, *Lepus timidus*, *Lynx lynx*, *Microtus agrestis*, *Microtus oeconomus*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, *Myopus schisticolor*, *Pteromys volans*, *Sicista betulina*, *Sorex caecutiens*, *Sorex isodon*, *Sorex minutissimus*, *Ursus arctos*.

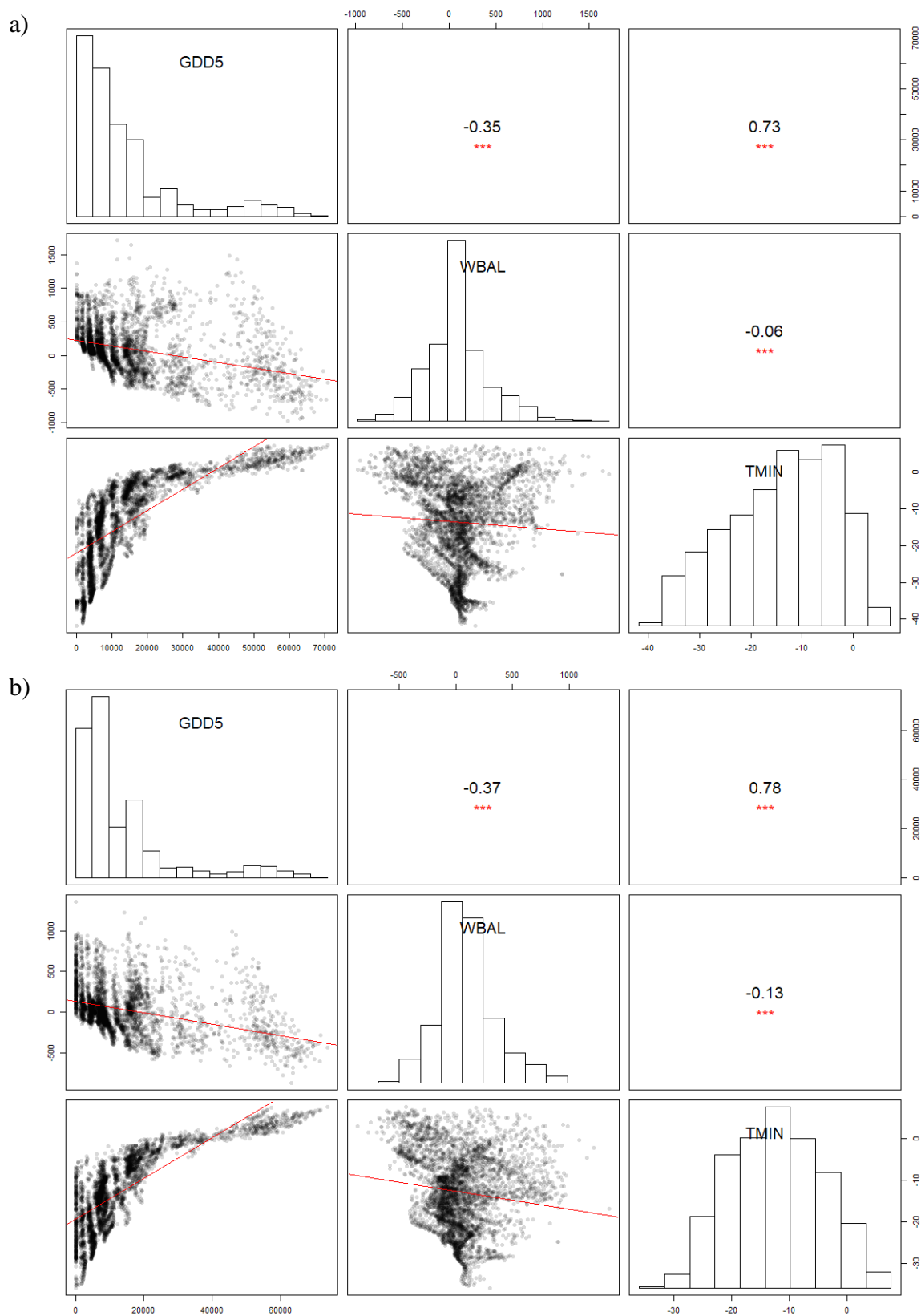
Arktiset lajit: *Alopex lagopus*, *Lemmus lemmus*, *Rangifer tarandus*, *Ursus maritimus*.

Liite 3. Ympäristömuuttujien arvot tutkimusalueella nykyaikana. a) GDD5: keskilämpötilojen summa kuukausilta, joiden keskilämpötila on yli +5 °C kerrottuna päivien lukumäärällä; b) WBAL: vuosittaisen sadannan ja vuosittaisen potentiaalsen kokonaishaihdunnan erotus, mm/v; c) TMIN: kylmimmän kuukauden minimilämpötila, °C.

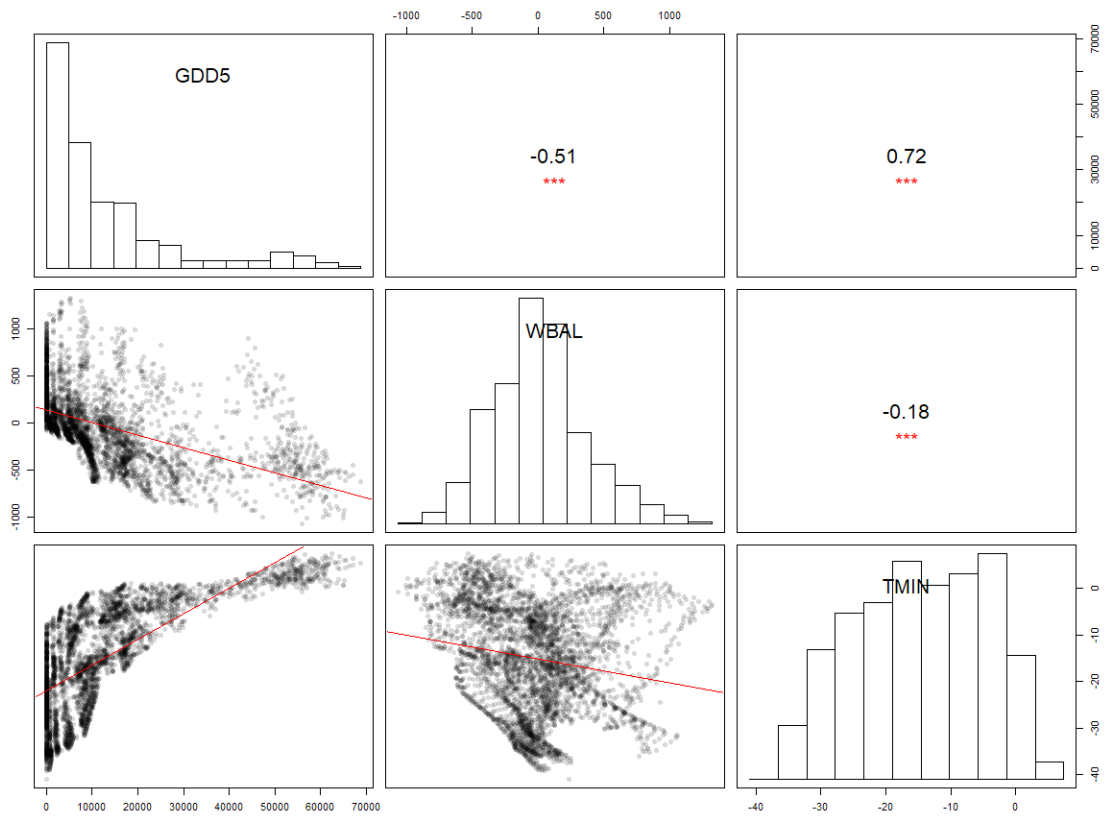




Liite 4. Histogrammit, hajontakuvat ja muuttujien väliset korrelaatiokertoimet LGM-ilmastosimulaatioiden aineistoille. a) CCSM4, b) MPI-ESM-P, c) MIROC-ESM.

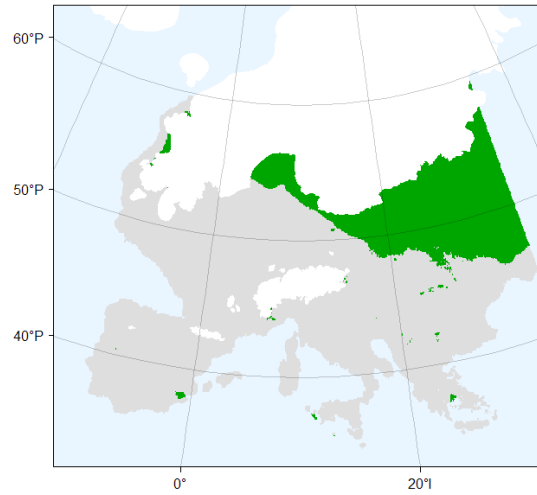


c)

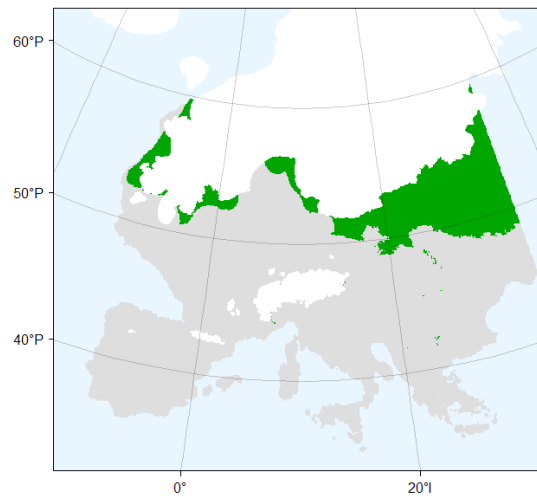


Liite 5. Maantieteelliset alueet, missä LGM-ilmastosimulaatioiden muuttujien arvot olivat ainakin yhden muuttujan osalta nykyajan arvojen ulkopuolella. a) CCSM4, b) MPI-ESM-P, c) MIROC-ESM.

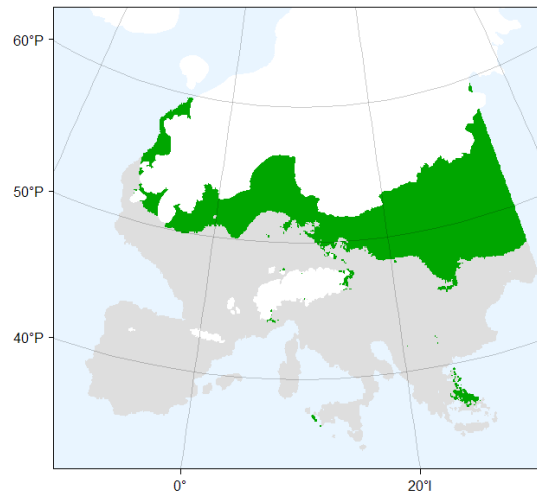
a)



b)

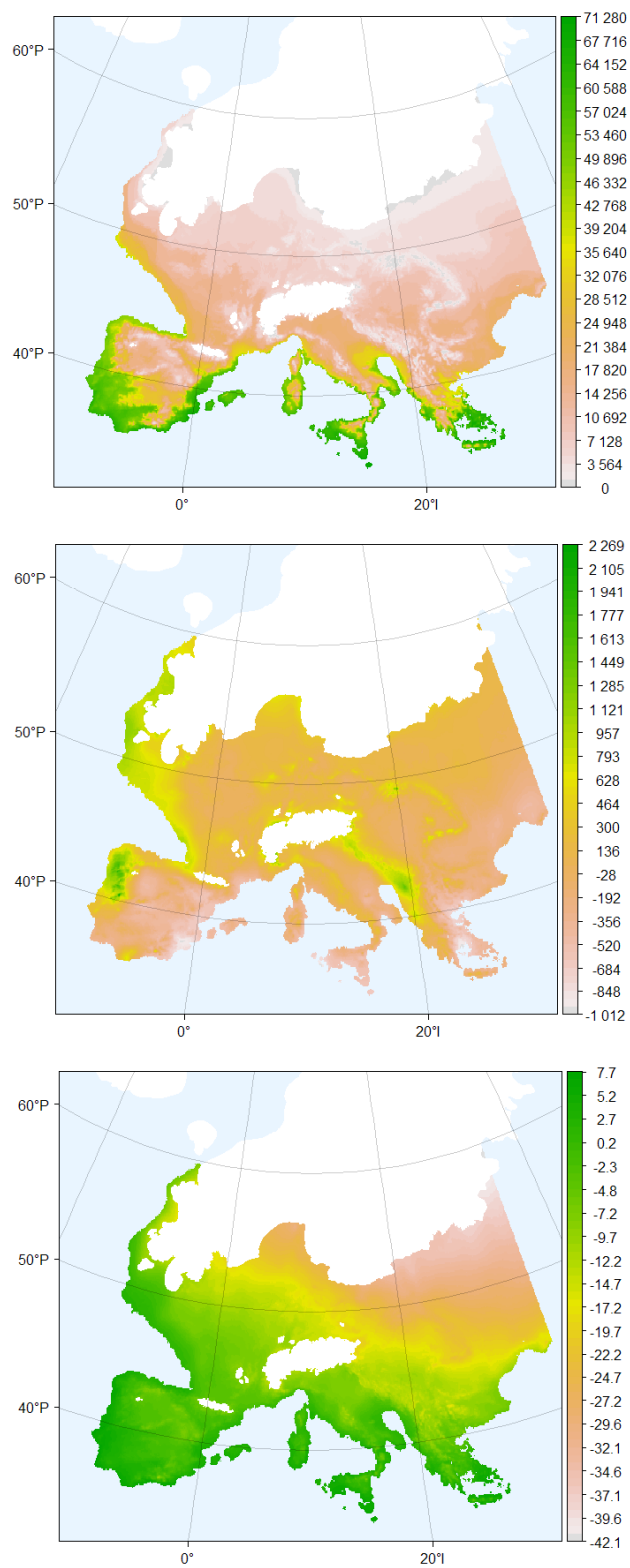


c)

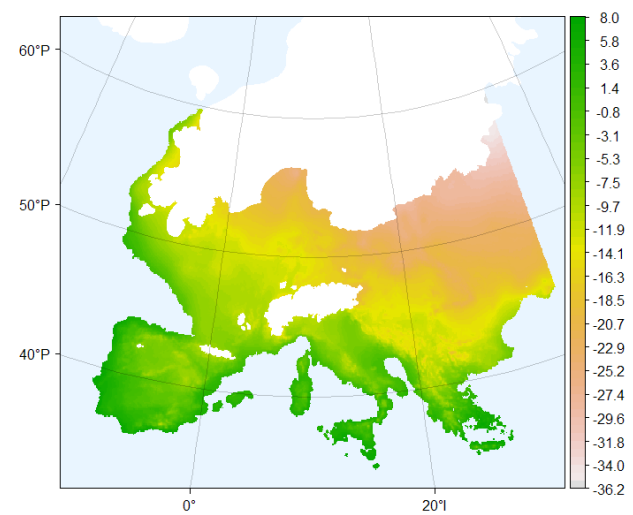
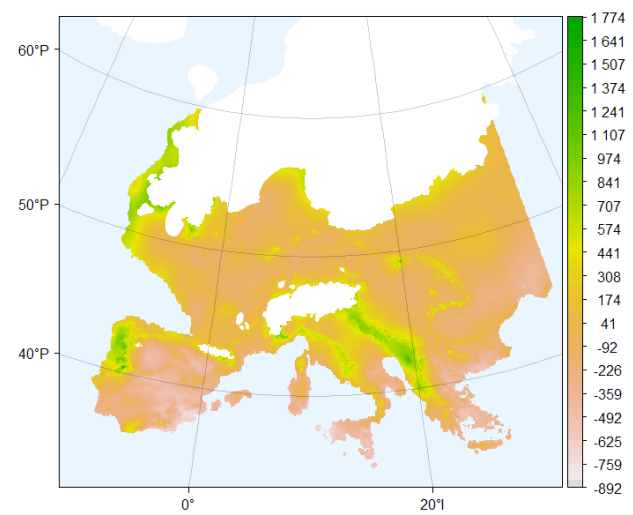
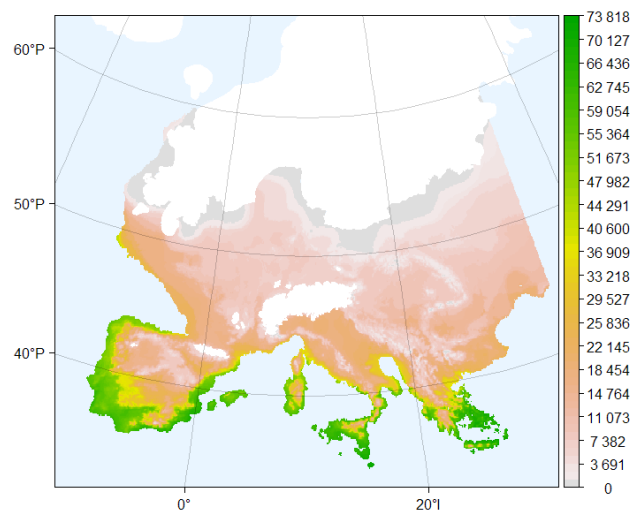


Liite 6. Ympäristömuuttujien arvot tutkimusalueella LGM:n aikaan. a) CCSM4, b) MPI-ESM-P, c) MIROC-ESM. Ilmastomuuttujat järjestyksessä ylhäältä päin: GDD5, WBAL, TMIN.

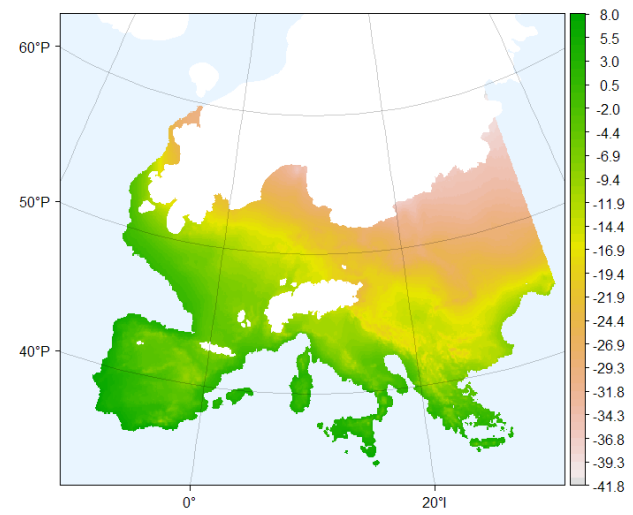
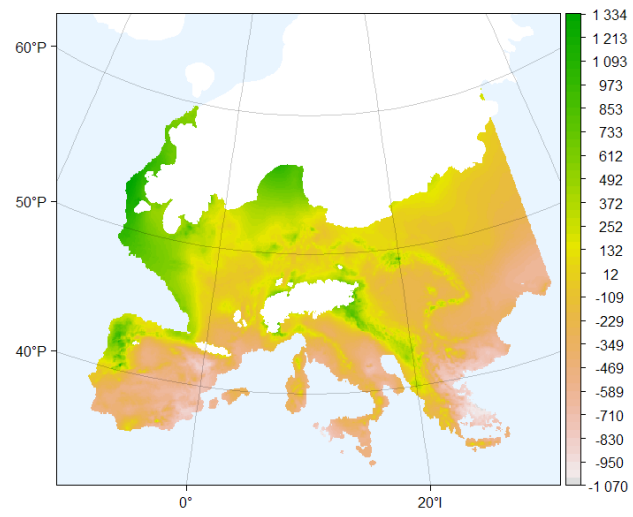
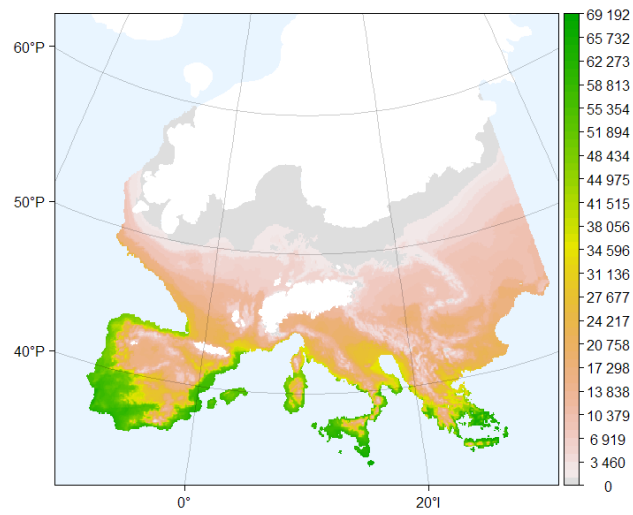
a)



b)



c)



Liite 7. Kaikkien lajien perusmallien tunnuslukuja. Taulukossa listattuna laji, havaintojen lukumäärä, tyhjien ruutujen lukumäärä, prevalenssi, perusmallien AUC- ja TSS-arvojen minimiarvo, maksimiarvo, keskiarvo, mediaani, vaihteluväli ja parhaiten suoriutuneen mallin menetelmä, koontimallissa käytettyjen perusmallien lukumäärä sekä lajiryhmä.

Species	Presence	Absence	Prevalence	AUC Min	AUC Max	AUC Mean	AUC Md	AUC SD	AUC Best	TSS Min	TSS Max	TSS Mean	TSS Md	TSS SD	TSS Best	Models use	Group
<i>Alces alces</i>	651	1656	0,282	0,914	0,984	0,968	0,972	0,014	RF	0,761	0,876	0,831	0,836	0,025	RF	100	Boreal
<i>Alopex lagopus</i>	152	2155	0,066	0,890	0,995	0,978	0,988	0,024	RF	0,805	0,971	0,927	0,936	0,036	RF	100	Arctic
<i>Apodemus agrarius</i>	482	1825	0,209	0,889	0,956	0,931	0,933	0,014	GAM	0,603	0,805	0,740	0,750	0,041	GBM	100	Temperate
<i>Apodemus alpicola</i>	23	2284	0,010	0,756	0,995	0,942	0,980	0,060	MAXENT	0,494	0,988	0,865	0,854	0,118	GAM	96	Temperate
<i>Apodemus flavicollis</i>	1105	1202	0,479	0,864	0,939	0,901	0,904	0,018	RF	0,590	0,761	0,667	0,665	0,035	RF	100	Temperate
<i>Apodemus mystacinus</i>	92	2215	0,040	0,787	0,920	0,860	0,862	0,030	GAM	0,476	0,773	0,629	0,624	0,071	MAXENT	97	Mediterranean
<i>Apodemus sylvaticus</i>	1629	678	0,706	0,857	0,939	0,913	0,917	0,016	GBM	0,596	0,754	0,687	0,693	0,038	RF	100	Temperate
<i>Apodemus uralensis</i>	94	2213	0,041	0,799	0,946	0,917	0,921	0,018	MAXENT	0,650	0,864	0,787	0,790	0,046	MAXENT	99	Temperate
<i>Arvicola sapidus</i>	368	1939	0,160	0,838	0,932	0,889	0,893	0,024	RF	0,589	0,749	0,670	0,671	0,034	GBM	100	Temperate
<i>Arvicola terrestris</i>	1283	1024	0,556	0,828	0,915	0,874	0,879	0,019	RF	0,564	0,696	0,634	0,635	0,027	GBM	100	Temperate
<i>Bison bonasus</i>	13	2294	0,006	0,608	0,995	0,873	0,865	0,121	GLM	0,246	0,990	0,786	0,743	0,183	GLM	72	Temperate
<i>Canis aureus</i>	130	2177	0,056	0,805	0,949	0,885	0,884	0,031	GAM	0,501	0,829	0,666	0,672	0,067	GAM	100	Temperate
<i>Canis lupus</i>	615	1692	0,267	0,757	0,876	0,818	0,820	0,027	RF	0,396	0,621	0,496	0,491	0,047	RF	71	Boreal
<i>Capra ibex</i>	58	2249	0,025	0,898	0,994	0,964	0,970	0,024	MAXENT	0,682	0,981	0,875	0,875	0,064	GLM	100	Temperate
<i>Capra pyrenaica</i>	43	2264	0,019	0,840	0,971	0,933	0,942	0,029	GLM	0,660	0,937	0,807	0,807	0,067	MAXENT	100	Mediterranean
<i>Capreolus capreolus</i>	1621	686	0,703	0,801	0,925	0,879	0,884	0,025	RF	0,541	0,734	0,651	0,654	0,043	RF	100	Temperate
<i>Castor fiber</i>	485	1822	0,210	0,797	0,896	0,847	0,846	0,024	RF	0,449	0,646	0,542	0,541	0,046	RF	99	Temperate
<i>Cervus elaphus</i>	1051	1256	0,456	0,731	0,868	0,816	0,825	0,037	RF	0,369	0,631	0,505	0,507	0,051	RF	77	Temperate
<i>Chionomys nivalis</i>	201	2106	0,087	0,752	0,890	0,826	0,831	0,033	GBM	0,380	0,633	0,516	0,526	0,063	RF	78	Temperate
<i>Clethrionomys glareolus</i>	1526	781	0,661	0,824	0,948	0,906	0,914	0,029	RF	0,556	0,782	0,686	0,689	0,045	RF	100	Boreal
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	221	2086	0,096	0,915	0,992	0,978	0,981	0,012	GBM	0,785	0,955	0,895	0,899	0,033	RF	100	Boreal
<i>Clethrionomys rutilus</i>	77	2230	0,033	0,500	0,988	0,935	0,968	0,108	GBM	0,000	0,951	0,802	0,860	0,199	GBM	91	Boreal
<i>Crictetus migratorius</i>	19	2288	0,008	0,591	0,989	0,885	0,899	0,084	GLM	0,249	0,977	0,729	0,749	0,147	GLM	84	Mediterranean
<i>Crictetus cricetus</i>	236	2071	0,102	0,892	0,973	0,946	0,949	0,013	RF	0,730	0,868	0,795	0,793	0,027	RF	100	Temperate
<i>Crocidura leucodon</i>	551	1756	0,239	0,777	0,894	0,844	0,848	0,026	RF	0,443	0,654	0,550	0,549	0,044	RF	94	Temperate
<i>Crocidura russula</i>	573	1734	0,248	0,808	0,942	0,881	0,875	0,035	RF	0,535	0,757	0,641	0,640	0,048	RF	100	Temperate
<i>Crocidura suaveolens</i>	634	1673	0,275	0,821	0,909	0,877	0,884	0,021	RF	0,517	0,698	0,628	0,641	0,043	RF	100	Temperate
<i>Dinaromys bogdanovi</i>	29	2278	0,013	0,751	0,981	0,907	0,928	0,059	MAXENT	0,342	0,949	0,724	0,739	0,121	MAXENT	91	Temperate
<i>Dryomys nitedula</i>	173	2134	0,075	0,807	0,924	0,865	0,871	0,028	RF	0,510	0,779	0,647	0,647	0,050	GBM	100	Temperate
<i>Eliomys quercinus</i>	641	1666	0,278	0,727	0,902	0,827	0,828	0,046	RF	0,362	0,659	0,516	0,513	0,074	RF	68	Temperate
<i>Erinaceus concolor</i>	451	1856	0,195	0,844	0,947	0,911	0,918	0,022	RF	0,617	0,784	0,708	0,719	0,041	RF	100	Temperate
<i>Erinaceus europaeus</i>	1319	988	0,572	0,735	0,937	0,871	0,896	0,060	RF	0,415	0,725	0,607	0,637	0,082	RF	80	Temperate
<i>Felis silvestris</i>	593	1714	0,257	0,774	0,875	0,833	0,835	0,027	RF	0,419	0,598	0,510	0,512	0,043	RF	88	Temperate
<i>Galemys pyrenaicus</i>	73	2234	0,032	0,731	0,923	0,858	0,864	0,038	GAM	0,401	0,748	0,623	0,624	0,072	GBM	91	Mediterranean
<i>Glis glis</i>	694	1613	0,301	0,791	0,912	0,863	0,871	0,030	RF	0,484	0,699	0,598	0,604	0,054	RF	99	Temperate
<i>Gulo gulo</i>	162	2145	0,070	0,863	0,990	0,973	0,976	0,016	GBM	0,684	0,952	0,883	0,887	0,035	GAM	100	Boreal
<i>Hystrix cristata</i>	78	2229	0,034	0,881	0,954	0,926	0,928	0,014	MAXENT	0,677	0,898	0,785	0,786	0,040	GAM	100	Mediterranean
<i>Lemmus lemmus</i>	175	2132	0,076	0,899	0,992	0,968	0,972	0,017	RF	0,746	0,933	0,851	0,848	0,037	GBM	100	Arctic
<i>Lepus corsicanus</i>	26	2281	0,011	0,599	0,974	0,867	0,890	0,075	MAXENT	0,231	0,901	0,669	0,688	0,127	GLM	82	Mediterranean
<i>Lepus europaeus</i>	1506	801	0,653	0,835	0,949	0,906	0,910	0,023	RF	0,601	0,778	0,700	0,704	0,035	RF	100	Temperate

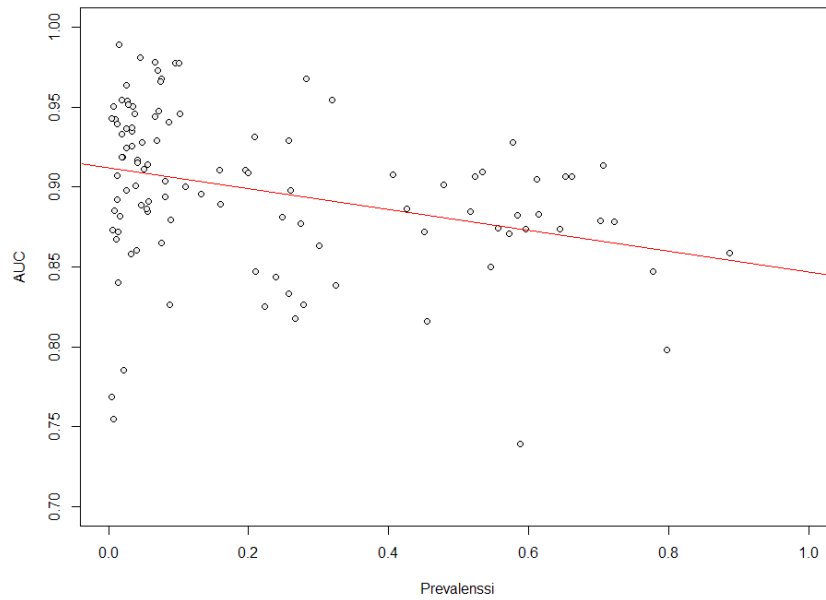
Species	Presence	Absence	Prevalence	AUC Min	AUC Max	AUC Mean	AUC Md	AUC SD	AUC Best	TSS Min	TSS Max	TSS Mean	TSS Md	TSS SD	TSS Best	Models	use	Group
Lepus.granatensis	166	2141	0.072	0.809	0.981	0.947	0.950	0.021	GBM	0.525	0.887	0.767	0.764	0.055	GBM	100		Mediterranean
Lepus.timidus	737	1570	0.319	0.802	0.985	0.955	0.973	0.034	RF	0.697	0.908	0.822	0.858	0.064	RF	100		Boreal
Lutra.lutra	1355	952	0.587	0.484	0.829	0.739	0.747	0.058	RF	0.000	0.503	0.377	0.390	0.085	RF	14		Temperate
Lynx.lynx	594	1713	0.257	0.833	0.959	0.929	0.932	0.017	RF	0.590	0.802	0.732	0.736	0.036	RF	100		Boreal
Lynx.pardinus	58	2249	0.025	0.841	0.980	0.937	0.943	0.028	MAXENT	0.656	0.936	0.774	0.770	0.061	MAXENT	100		Mediterranean
Marmota.marmota	110	2197	0.048	0.851	0.973	0.928	0.933	0.026	GBM	0.522	0.898	0.733	0.742	0.072	GBM	100		Temperate
Martes.foina	1192	1115	0.517	0.499	0.947	0.885	0.883	0.051	RF	0.000	0.789	0.672	0.679	0.087	RF	98		Temperate
Martes.martes	1418	889	0.615	0.826	0.918	0.883	0.891	0.024	RF	0.520	0.702	0.626	0.627	0.040	RF	100		Temperate
Meles.meles	1795	512	0.778	0.769	0.901	0.847	0.852	0.032	RF	0.496	0.677	0.586	0.588	0.038	GBM	90		Temperate
Mesocricetus.newtoni	16	2291	0.007	0.681	0.995	0.950	0.976	0.063	GLM	0.362	0.990	0.894	0.952	0.125	GLM	95		Temperate
Micromys.minutus	982	1325	0.426	0.841	0.920	0.886	0.892	0.020	RF	0.549	0.723	0.637	0.636	0.037	RF	100		Temperate
Microtus.agrestis	1375	932	0.596	0.798	0.933	0.873	0.882	0.035	RF	0.505	0.716	0.617	0.622	0.046	RF	98		Boreal
Microtus.anvalis	937	1370	0.406	0.859	0.949	0.908	0.905	0.024	RF	0.590	0.804	0.694	0.686	0.054	RF	100		Temperate
Microtus.caberae	58	2249	0.025	0.784	0.961	0.898	0.902	0.037	MAXENT	0.544	0.881	0.710	0.705	0.073	GAM	99		Mediterranean
Microtus.diudecimcostatus	205	2102	0.089	0.741	0.928	0.879	0.882	0.027	GBM	0.445	0.763	0.636	0.642	0.054	GBM	99		Mediterranean
Microtus.felteni	10	2297	0.004	0.439	0.984	0.769	0.782	0.144	GAM	0.000	0.980	0.582	0.598	0.259	GLM	39		Temperate
Microtus.gerberi	89	2218	0.039	0.802	0.953	0.901	0.907	0.031	MAXENT	0.515	0.798	0.684	0.687	0.066	GLM	100		Temperate
Microtus.guentheri	30	2277	0.013	0.770	0.980	0.939	0.955	0.041	GLM	0.506	0.940	0.818	0.836	0.081	GLM	98		Mediterranean
Microtus.lusitanicus	109	2198	0.047	0.820	0.943	0.888	0.891	0.027	GBM	0.537	0.772	0.659	0.655	0.042	GBM	100		Mediterranean
Microtus.multiplex	95	2212	0.041	0.822	0.966	0.915	0.913	0.026	MAXENT	0.587	0.862	0.725	0.717	0.061	MAXENT	100		Temperate
Microtus.oecionomus	306	2001	0.133	0.503	0.939	0.895	0.911	0.051	RF	0.006	0.779	0.682	0.705	0.090	RF	99		Boreal
Microtus.rossiaemeridionalis	131	2176	0.057	0.796	0.950	0.891	0.901	0.033	GBM	0.492	0.808	0.670	0.678	0.063	RF	99		Temperate
Microtus.savii	117	2190	0.051	0.843	0.954	0.911	0.916	0.025	MAXENT	0.626	0.848	0.747	0.753	0.048	MAXENT	100		Mediterranean
Microtus.subterraneus	600	1707	0.260	0.844	0.944	0.898	0.899	0.023	RF	0.562	0.747	0.664	0.663	0.047	RF	100		Temperate
Microtus.thomasi	32	2275	0.014	0.633	0.960	0.872	0.888	0.061	MAXENT	0.340	0.873	0.657	0.665	0.111	MAXENT	88		Mediterranean
Mus.macedonicus	59	2248	0.026	0.833	0.979	0.924	0.931	0.025	GAM	0.560	0.933	0.765	0.762	0.064	GLM	100		Mediterranean
Mus.spicilegus	61	2246	0.026	0.855	0.991	0.954	0.966	0.031	MAXENT	0.681	0.969	0.869	0.870	0.054	MAXENT	100		Temperate
Mus.spretus	188	2119	0.081	0.846	0.928	0.894	0.895	0.017	GBM	0.566	0.794	0.688	0.691	0.040	GBM	100		Mediterranean
Muscardinus.avellanarius	749	1558	0.325	0.787	0.879	0.838	0.841	0.022	RF	0.477	0.630	0.548	0.551	0.032	RF	94		Temperate
Mustela.eminea	1411	896	0.612	0.831	0.946	0.905	0.914	0.028	RF	0.592	0.778	0.700	0.705	0.042	RF	100		Boreal
Mustela.lutreola	81	2226	0.035	0.857	0.979	0.950	0.954	0.020	GAM	0.591	0.931	0.824	0.826	0.060	MAXENT	100		Temperate
Mustela.nivalis	46	2261	0.020	0.705	0.983	0.919	0.931	0.051	MAXENT	0.383	0.950	0.774	0.798	0.111	MAXENT	98		Temperate
Mustela.putorius	1841	466	0.798	0.693	0.878	0.798	0.807	0.045	RF	0.382	0.645	0.492	0.497	0.054	RF	60		Boreal
Mustela.putorius	1259	1048	0.546	0.791	0.900	0.850	0.849	0.026	RF	0.446	0.660	0.564	0.567	0.049	RF	98		Temperate
Myomimus.roachi	11	2296	0.005	0.638	1.000	0.943	0.986	0.078	RF	0.288	1.000	0.901	0.976	0.146	RF	97		Mediterranean
Myopus.schisticolor	231	2076	0.100	0.893	0.993	0.978	0.983	0.019	GAM	0.688	0.953	0.898	0.904	0.038	GBM	100		Boreal
Nannospalax.leucodon	128	2179	0.055	0.861	0.952	0.914	0.916	0.021	GAM	0.577	0.839	0.720	0.717	0.057	GAM	100		Temperate
Neomys.anomalus	514	1793	0.223	0.745	0.878	0.825	0.831	0.032	RF	0.416	0.624	0.527	0.534	0.049	RF	79		Temperate
Neomys.fodiens	1348	959	0.584	0.809	0.941	0.882	0.887	0.029	RF	0.545	0.749	0.641	0.648	0.044	RF	100		Temperate
Oryctolagus.cuniculus	1039	1268	0.450	0.814	0.910	0.872	0.877	0.023	RF	0.472	0.689	0.572	0.581	0.048	RF	100		Temperate



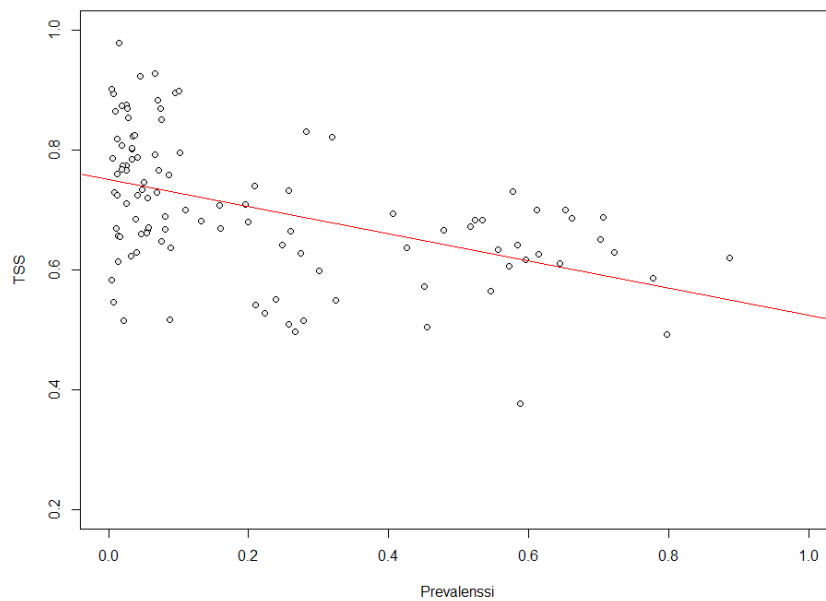
Species	Presence	Absence	Prevalence	AUC Min	AUC Max	AUC Mean	AUC Md	AUC SD	AUC Best	TSS Min	TSS Max	TSS Mean	TSS Md	TSS SD	TSS Best	Models use	Group
<i>Peromys. volans</i>	105	2202	0.046	0.945	0.994	0.981	0.985	0.012	RF	0.813	0.982	0.923	0.931	0.033	RF	100	Boreal
<i>Rangifer. tarandus</i>	76	2231	0.033	0.519	0.987	0.937	0.948	0.062	GBM	0.037	0.921	0.803	0.819	0.113	GBM	97	Arctic
<i>Rupicapra. pyrenaica</i>	31	2276	0.013	0.708	0.931	0.840	0.840	0.043	GAM	0.375	0.785	0.614	0.614	0.085	MAXENT	84	Temperate
<i>Rupicapra. rupicapra</i>	188	2119	0.081	0.824	0.937	0.903	0.908	0.020	GAM	0.542	0.754	0.667	0.666	0.042	RF	100	Temperate
<i>Sciurus. vulgaris</i>	1665	642	0.722	0.800	0.919	0.879	0.891	0.031	RF	0.514	0.727	0.628	0.630	0.046	RF	100	Temperate
<i>Sicista. betulina</i>	200	2107	0.087	0.896	0.957	0.941	0.942	0.010	GAM	0.658	0.831	0.759	0.760	0.028	GAM	100	Boreal
<i>Sorex. alpinus</i>	159	2148	0.069	0.865	0.972	0.929	0.931	0.021	GAM	0.603	0.855	0.729	0.731	0.048	GAM	100	Temperate
<i>Sorex. araneus</i>	1331	976	0.577	0.884	0.962	0.928	0.931	0.016	RF	0.641	0.819	0.730	0.731	0.035	RF	100	Temperate
<i>Sorex. caecutiens</i>	171	2136	0.074	0.939	0.980	0.966	0.968	0.008	RF	0.786	0.922	0.869	0.872	0.027	MAXENT	100	Boreal
<i>Sorex. coronatus</i>	365	1942	0.158	0.860	0.972	0.910	0.905	0.029	RF	0.602	0.884	0.708	0.699	0.057	RF	100	Temperate
<i>Sorex. granarius</i>	37	2270	0.016	0.754	0.978	0.882	0.886	0.045	GBM	0.438	0.918	0.656	0.651	0.095	MAXENT	95	Mediterranean
<i>Sorex. isodon</i>	44	2263	0.019	0.852	0.983	0.955	0.965	0.023	MAXENT	0.724	0.957	0.874	0.868	0.054	GLM	100	Boreal
<i>Sorex. minutissimus</i>	65	2242	0.028	0.897	0.980	0.951	0.954	0.017	MAXENT	0.757	0.923	0.853	0.848	0.033	GBM	100	Boreal
<i>Sorex. minutus</i>	1487	820	0.645	0.822	0.909	0.873	0.877	0.022	GBM	0.542	0.680	0.610	0.611	0.031	RF	100	Temperate
<i>Sorex. samniticus</i>	28	2279	0.012	0.741	0.971	0.892	0.913	0.049	MAXENT	0.485	0.936	0.759	0.780	0.099	MAXENT	93	Mediterranean
<i>Spermophilus. citellus</i>	153	2154	0.066	0.874	0.976	0.944	0.950	0.021	GAM	0.655	0.878	0.792	0.795	0.043	GAM	100	Temperate
<i>Suncus. etruscus</i>	254	2053	0.110	0.835	0.928	0.900	0.901	0.016	RF	0.613	0.769	0.700	0.699	0.031	GBM	100	Mediterranean
<i>Sus. scrofa</i>	1231	1076	0.534	0.847	0.948	0.909	0.912	0.023	RF	0.598	0.760	0.683	0.679	0.036	RF	100	Temperate
<i>Talpa. caeca</i>	51	2256	0.022	0.639	0.883	0.786	0.801	0.053	GAM	0.240	0.721	0.515	0.527	0.099	MAXENT	52	Temperate
<i>Talpa. europaea</i>	1208	1099	0.524	0.854	0.939	0.907	0.909	0.017	RF	0.614	0.767	0.683	0.681	0.032	RF	100	Temperate
<i>Talpa. occidentalis</i>	126	2181	0.055	0.498	0.937	0.886	0.908	0.078	GBM	0.000	0.824	0.661	0.689	0.132	RF	94	Mediterranean
<i>Talpa. romana</i>	44	2263	0.019	0.757	0.955	0.919	0.927	0.032	MAXENT	0.567	0.890	0.768	0.774	0.067	MAXENT	99	Mediterranean
<i>Talpa. stankovici</i>	16	2291	0.007	0.485	0.939	0.755	0.786	0.122	GAM	0.000	0.891	0.546	0.562	0.195	GLM	42	Mediterranean
<i>Ursus. arctos</i>	460	1847	0.199	0.865	0.940	0.909	0.912	0.017	RF	0.598	0.745	0.680	0.683	0.035	RF	100	Boreal
<i>Ursus. maritimus</i>	36	2271	0.016	0.772	1.000	0.989	1.000	0.035	GAM, RF	0.544	1.000	0.978	0.999	0.070	GAM	99	Arctic
<i>Vormela. peregusna</i>	86	2221	0.037	0.876	0.985	0.946	0.946	0.020	RF	0.690	0.956	0.825	0.827	0.055	MAXENT	100	Temperate
<i>Vulpes. vulpes</i>	2047	260	0.887	0.767	0.911	0.859	0.861	0.030	GBM	0.519	0.723	0.620	0.618	0.041	GBM	97	Temperate

Liite 8. Lajien prevalenssin suhde perusmallien keskimääräisiin a) AUC-arvoihin ja b) TSS-arvoihin. Alhaisen prevalenssin omaavien lajien mallinnus onnistui hieman paremmin kuin yleisten lajien.

a)

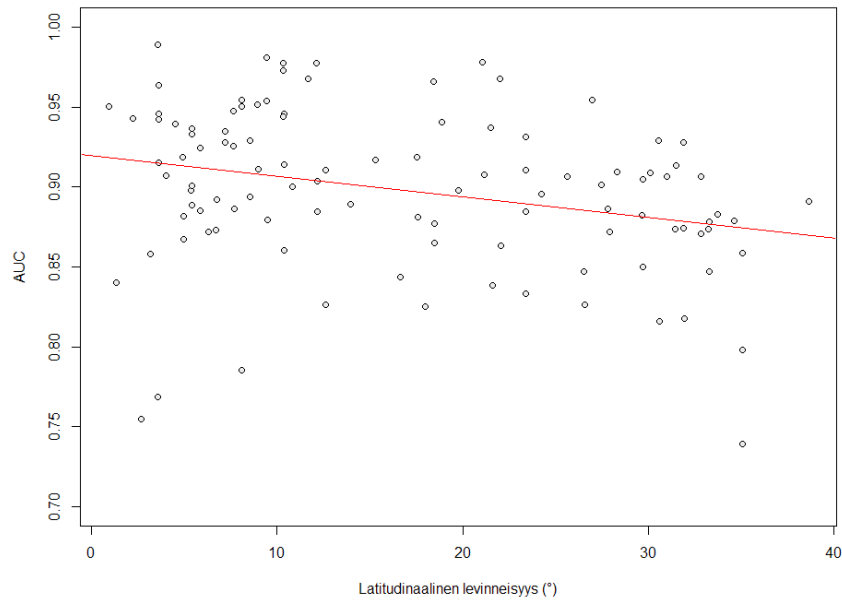


b)

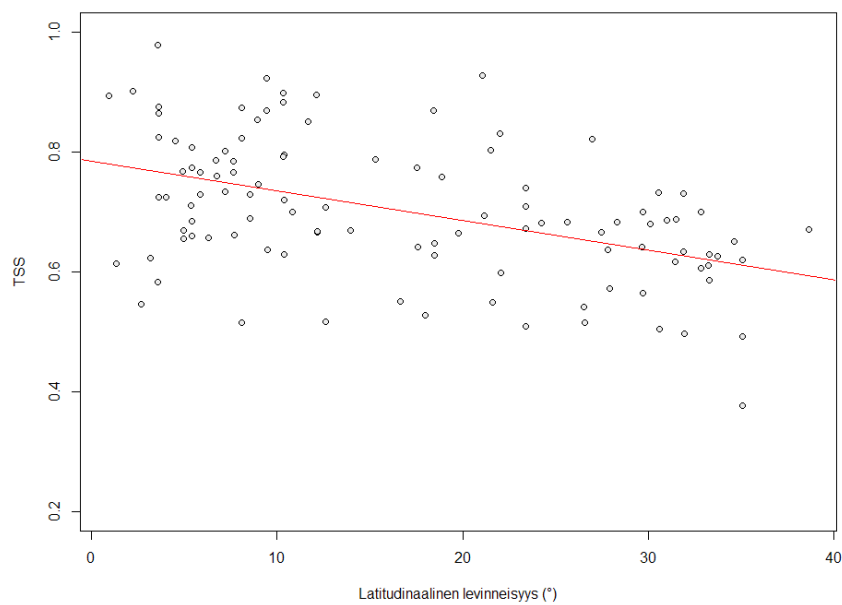


Liite 9. Lajien latitudinaalisen levinneisyyden suhde perusmallien keskimääräisiin a) AUC-arvoihin ja b) TSS-arvoihin. Suppean latitudinaalisen levinneisyyden omaavien lajien mallinnus onnistui hieman paremmin kuin laajalla alueella esiintyvien lajien.

a)

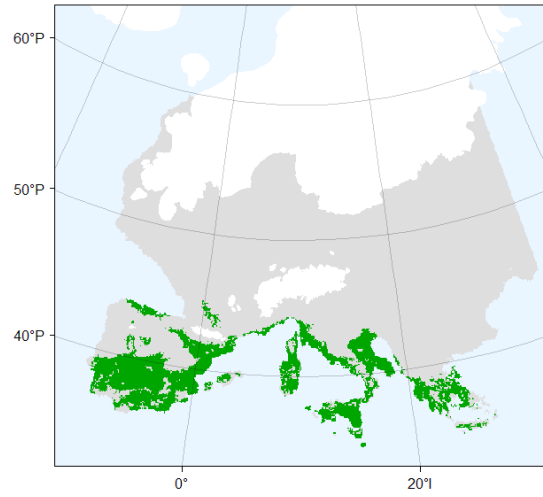
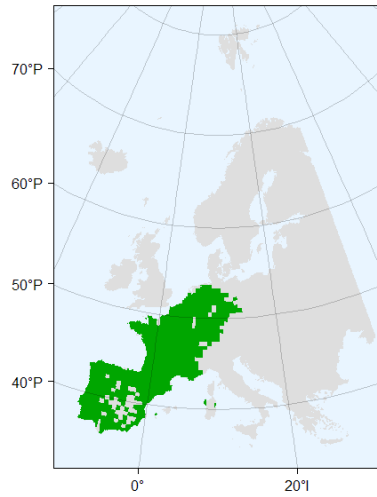


b)

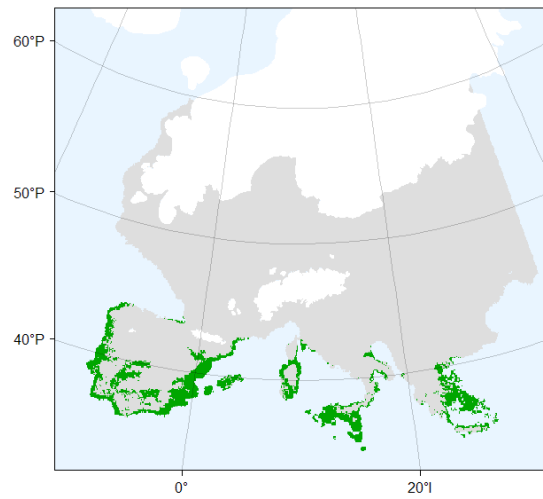
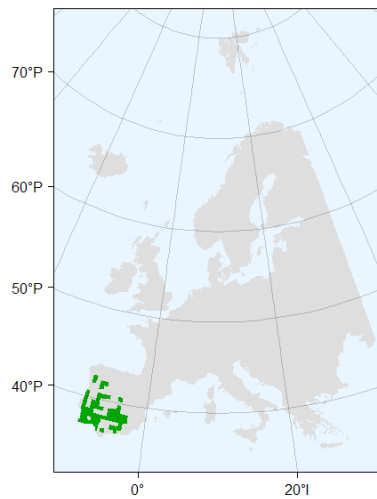


Liite 10. a) *Crocidura russula*, b) *Lynx pardinus*, c) *Suncus etruscus*. Vasemmalla nykyinen havaittu levinneisyys, oikealla potentiaalinen levinneisyys LGM:n aikaan CCSM4-ilmastosiimulaatiolla mallinnettuna.

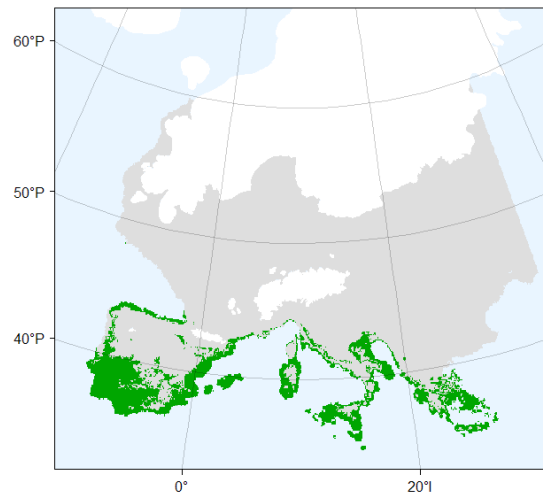
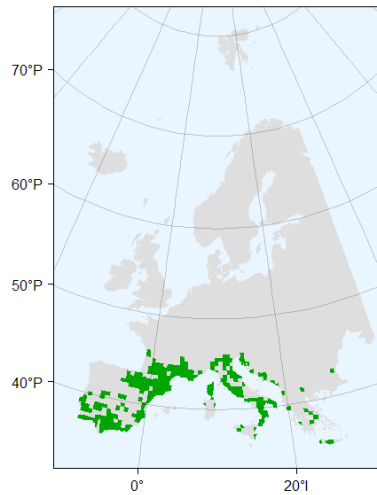
a)



b)

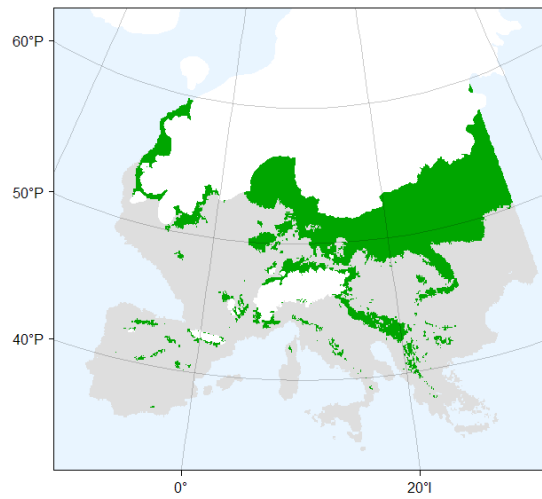
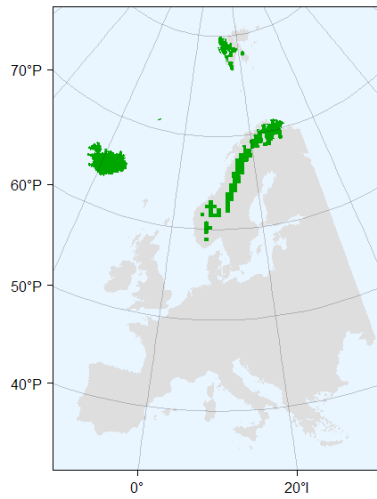


c)

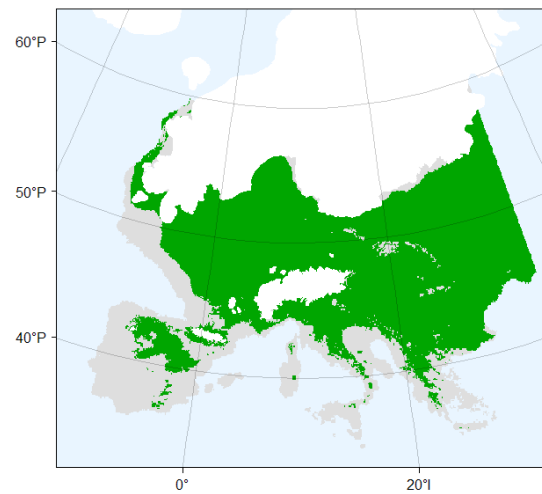
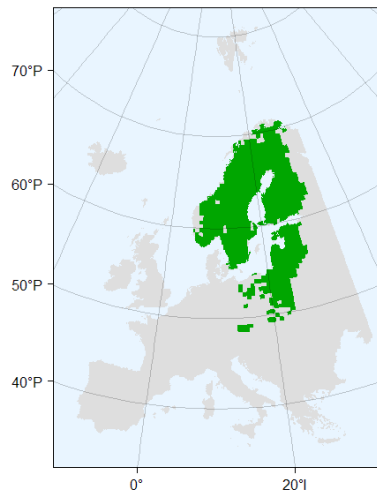


Liite 11. a) *Alopex lagopus*. b) *Alces alces*, c) *Gulo gulo*. Vasemmalla nykyinen havaittu levinneisyys, oikealla potentiaalinen levinneisyys LGM:n aikaan CCSM4-ilmastosimulaatiolla mallinnettuna.

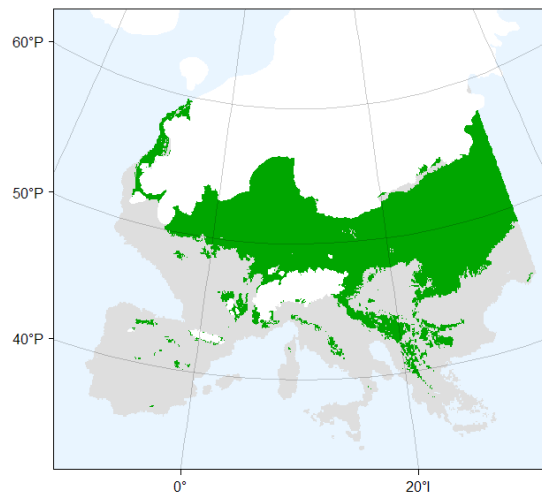
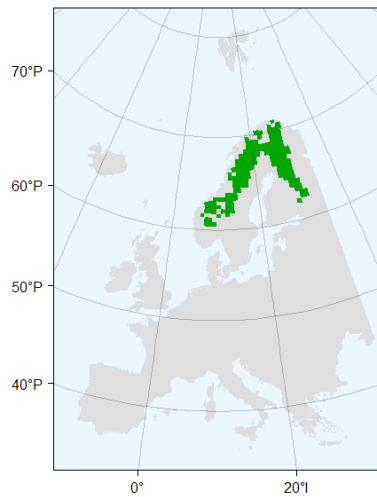
a)



b)

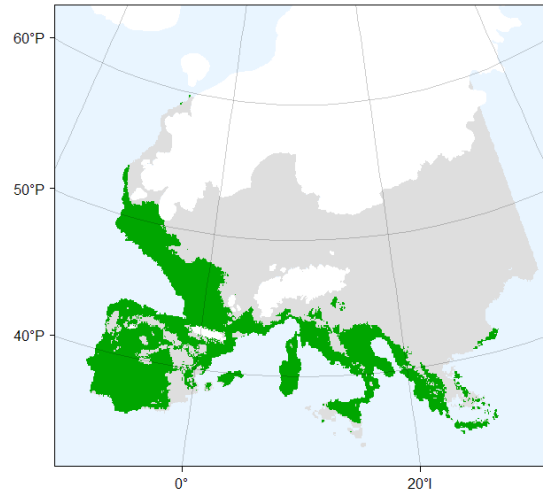
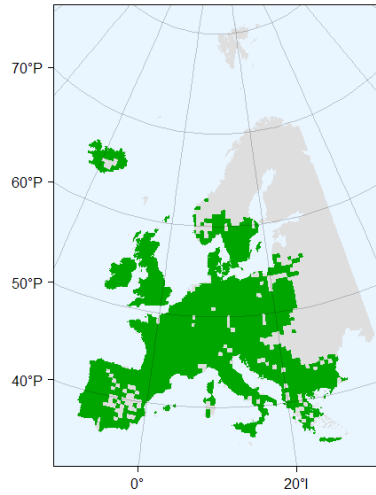


c)

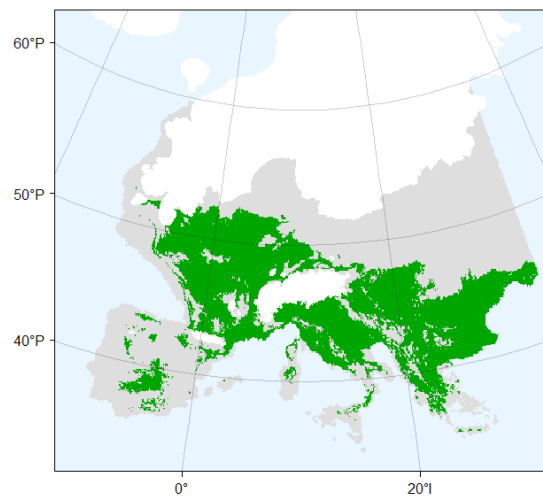
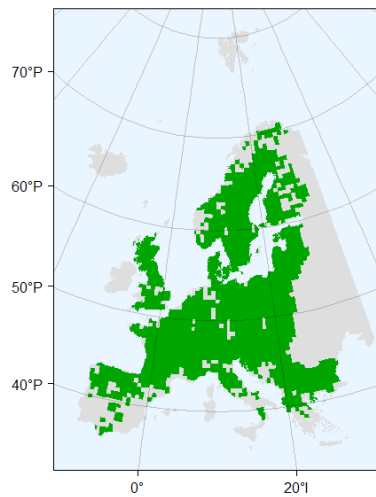


Liite 12. a) *Apodemus sylvaticus*, b) *Capreolus capreolus*, c) *Lepus europaeus*, d) *Mustela erminea*, e) *Sus scrofa*. Vasemmalla nykyinen havaittu levinneisyys, oikealla potentiaalinen levinneisyys LGM:n aikaan CCSM4-ilmastosiimulaatiolla mallinnettuna.

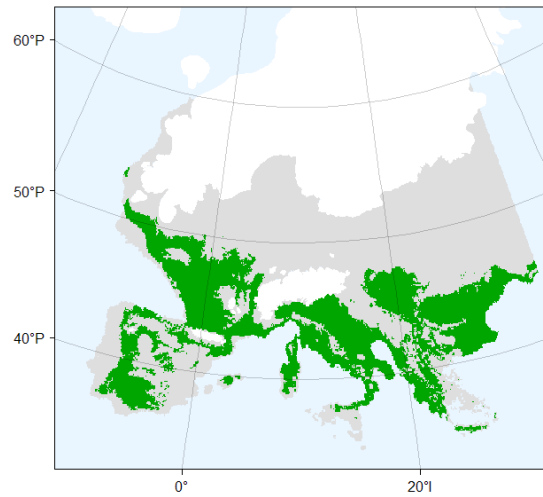
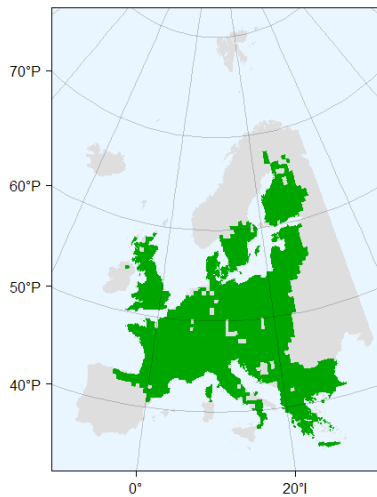
a)



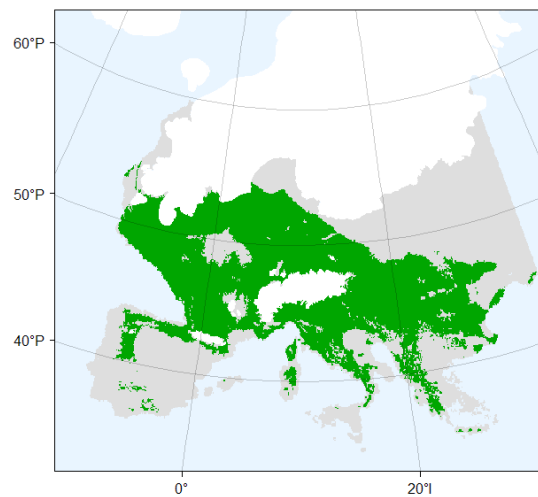
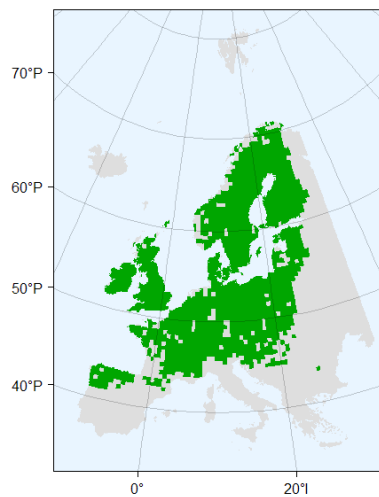
b)



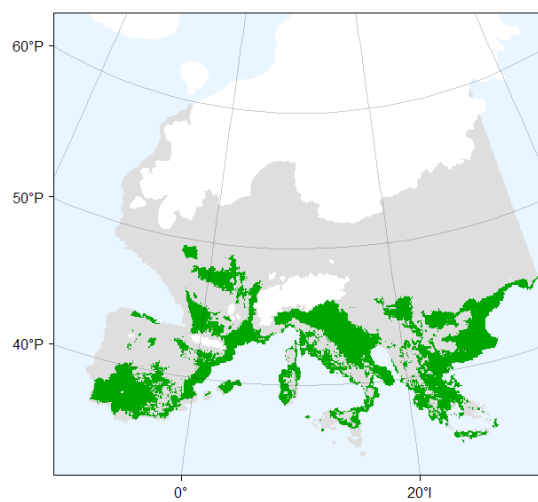
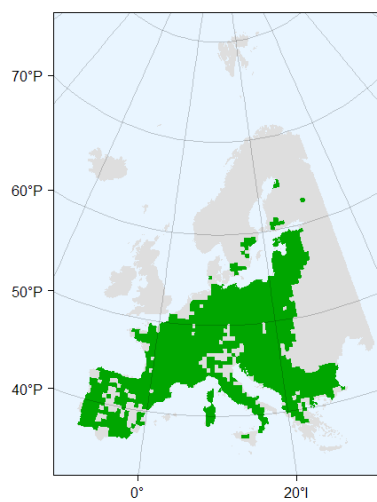
c)



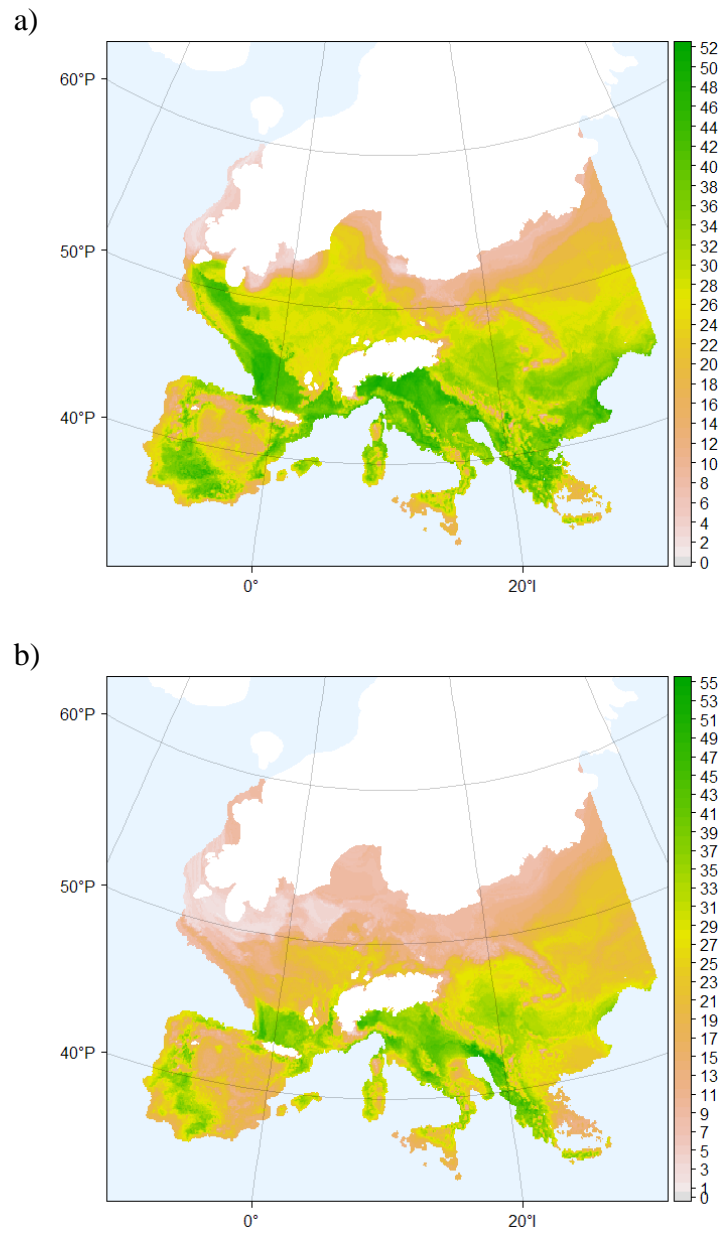
d)



e)

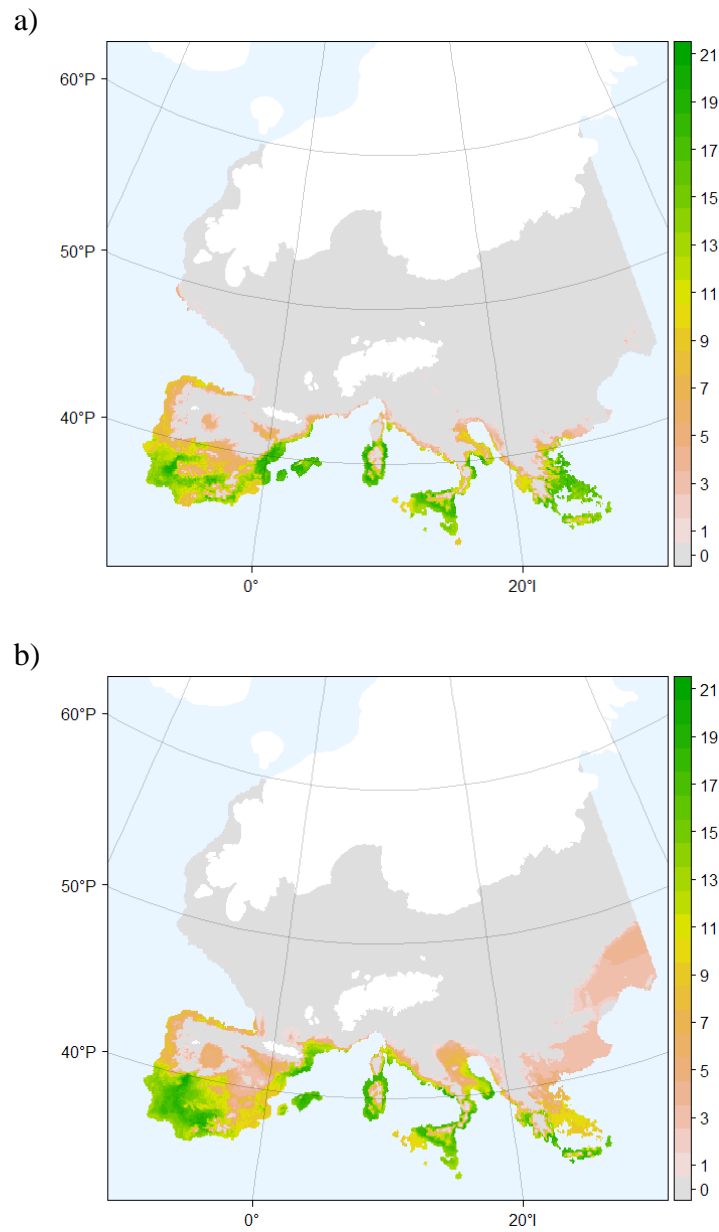


Liite 13. Kaikkien lajien potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.

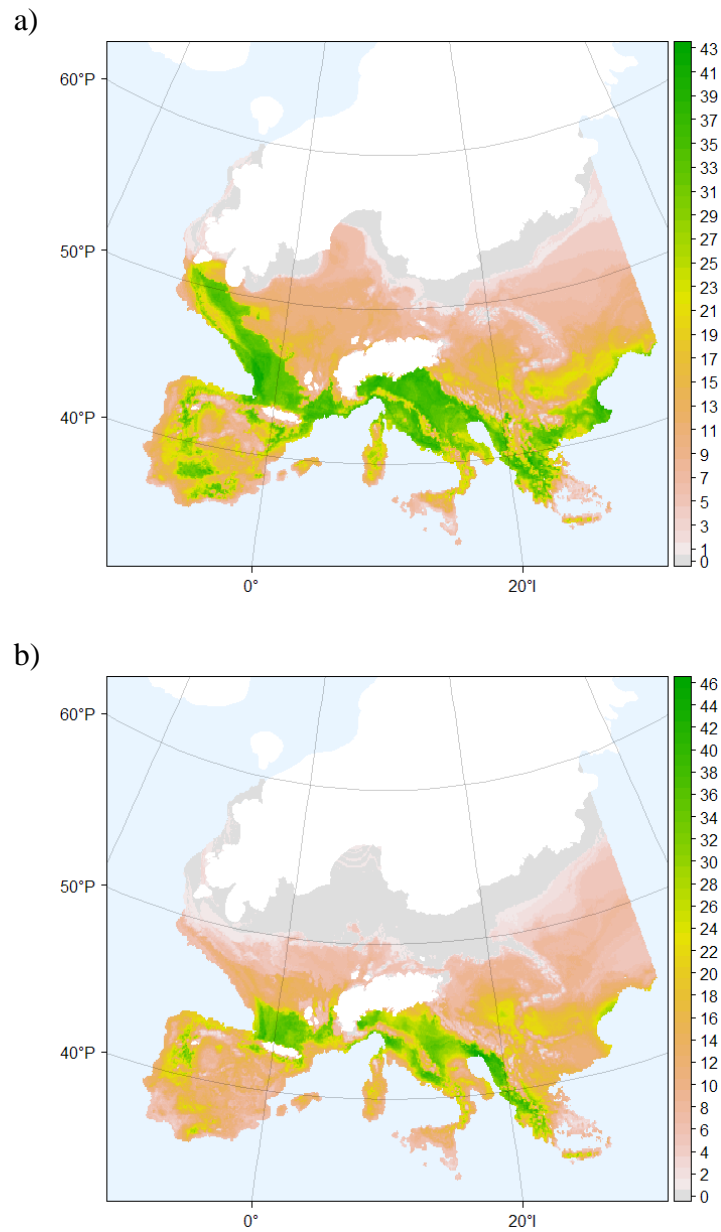




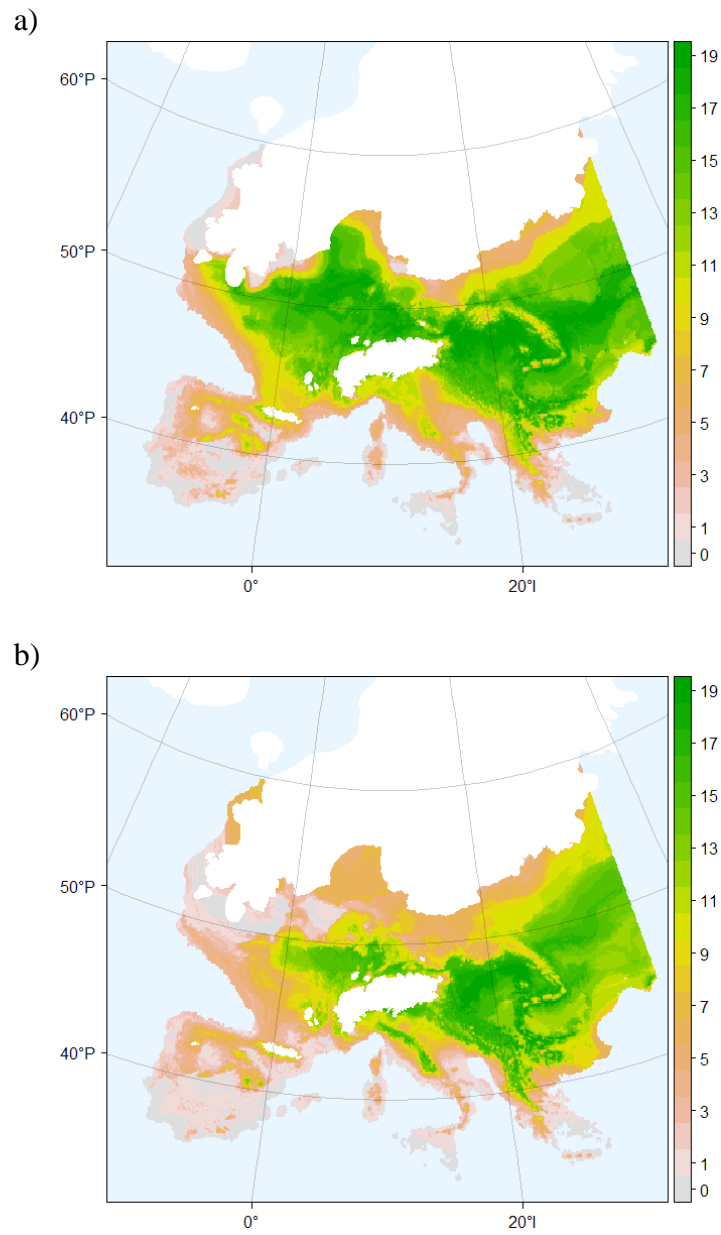
Liite 14. Välimerellisten lajien potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.



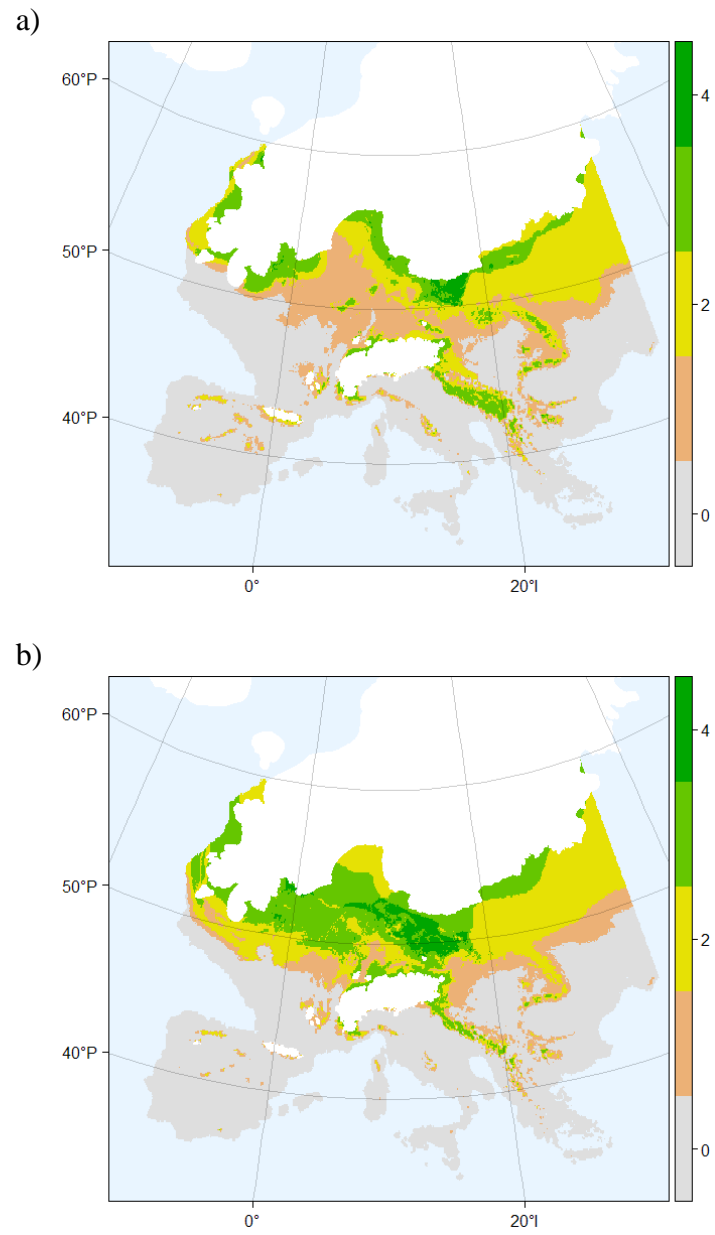
Liite 15. Temperaattisten lajien potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.



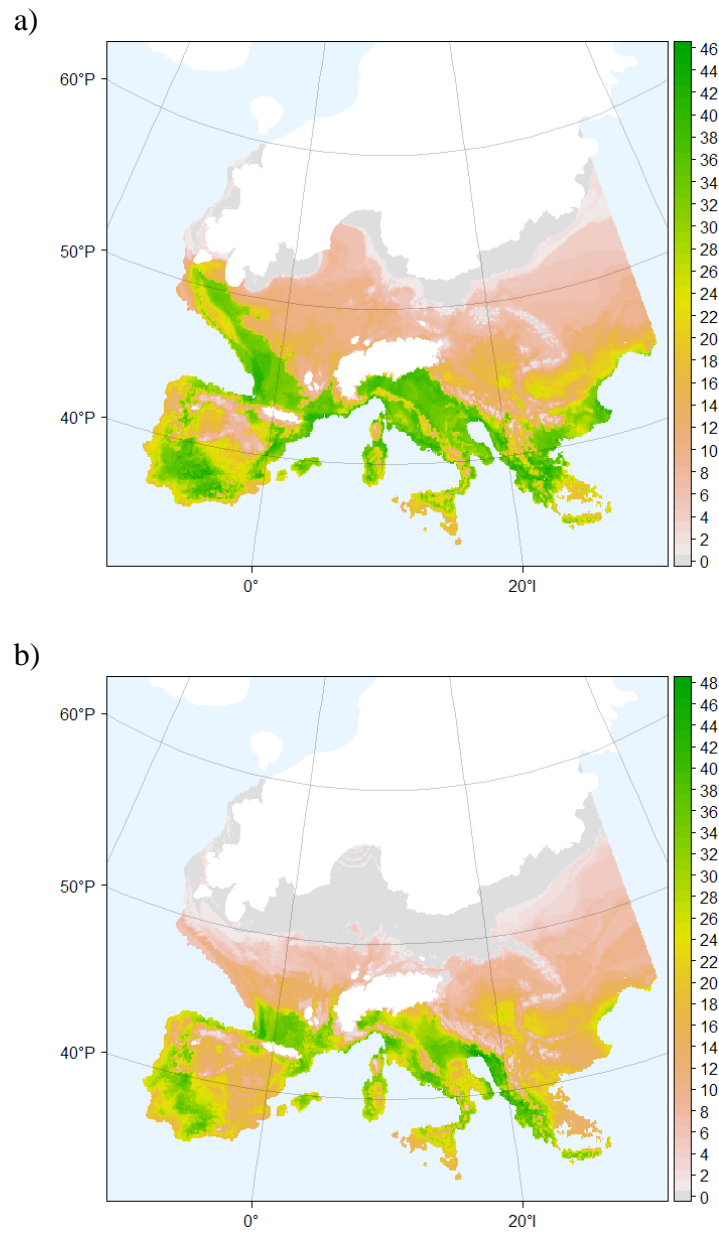
Liite 16. Boreaalisten lajien potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.



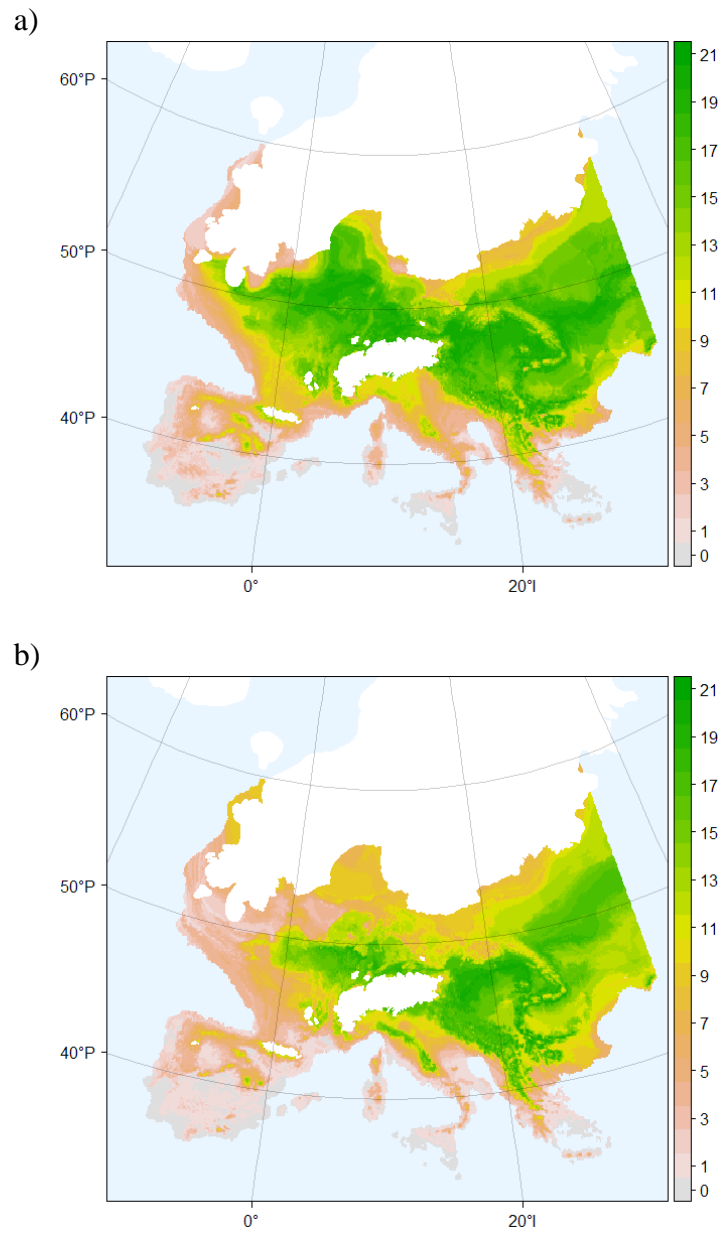
Liite 17. Arktisten lajien potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.



Liite 18. Eteläisten lajien (välimerelliset ja temperaattiset lajit) potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.



Liite 19. Pohjoisten lajien (boreaaliset ja arktiset lajit) potentiaalinen lajirunsaus LGM:n aikaan  
a) MPI-ESM-P ja b) MIROC-ESM ilmastosimulaatioilla mallinnettuna.



Liite 20. Fossiileihin ja fylogeografiaan liittyviä tutkimuksia, joissa käsitellään eurooppalaisia nisäkkäitä.

- Álvarez-Lao, D. J. & N. García (2011). Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International* 233: 159–170.
- Bañuls-Cardona, S., J.M. López-García, H.-A. Blain, I. Lozano-Fernández & G. Cuenca-Bescós (2014). The end of the Last Glacial Maximum in the Iberian Peninsula characterized by the small-mammal assemblages. *Journal of Iberian Geology* 40: 19–27.
- Brunhoff, C., K. E. Galbreath, V. B. Fedorov, A. Cook & M. Jaarola (2003). Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12: 957–968.
- Crégut-Bonnoure, E., J. Argant, S. Bailon, N. Boulbes, C. Bouville, J. Buisson-Catil, E. Debard, E. Desclaux, J. Fietzke, J.-B. Fourvel, N. Frèrebeau, D. Kuntz, J. Krzepakowska, F. Laudet, T. Lachenal, N. Lateur, A. Manzano, A. Marciszak, X. Margarit, C. Mourer-Chauviré, J. Oppliger, T. Roger, A. G. F. Teacher & M. Thinon (2014). The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary International* 339–340: 41–61.
- Crégut-Bonnoure, E., N. Boulbes, E. Desclaux & A. Marciszak (2018). New insights into the LGM and LG in southern France (Vaucluse): the mustelids, micromammals and horses from Coulet des Roches. *Quaternary* 1: 19.
- Davison, J., S. Y. W. Ho, S. C. Bray, M. Korsten, E. Tammeleht, M. Hindrikson, K. Østbye, E. Østbye, S.-E. Lauritzen, J. Austin, A. Cooper & U. Saarma (2011). Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species. *Quaternary Science Reviews* 30: 418–430.
- Deffontaine, V., R. Libois, P. Kotlík, R. S. Sommer, C. Nieberding, E. Paradis, J. B. Searle & J. R. Michaux (2005). Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Molecular Ecology* 14: 1727–1739.
- Edwards, C. J., C. D. Soulsbury, M. J. Statham, S. Y. W. Ho, D. Wall, G. Dolf, G. Iossa, P. J. Baker, S. Harris, B. N. Sacks & D. G. Bradley (2012). Temporal genetic variation of the red fox, *Vulpes vulpes*, across western Europe and the British Isles. *Quaternary Science Reviews* 57: 95–104.
- Ersmark, E., G. Baryshnikov, T. Higham, A. Argant, P. Castaños, D. Döppes, M. Gasparik, M. Germonpré, K. Lidén, G. Lipecki, A. Marciszak, R. Miller, M. Moreno-García, M. Pacher, M. Robu, R. Rodríguez-Varela, M. R. Guerra, M. Sabol, N. Spassov, Jan Storå, C. Valdiosera, A. Villaluenga, J. R. Stewart & L. Dalén (2019). Genetic turnovers and northern survival during the last glacial maximum in European brown bears. *Ecology and Evolution* 9: 5891–5905.
- García, J. T., J. Domínguez-Villaseñor, F. Alda, M. Calero-Riestra, P. Pérez Olea, J. A. Fargallo, J. Martínez-Padilla, J. Herranz, J. J. Oñate, A. Santamaría, Y. Motro, C. Attie, V. Bretagnolle, J. Delibes & J. Viñuela (2020). A complex scenario of glacial survival in Mediterranean and continental refugia of a temperate continental vole species (*Microtus arvalis*) in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 58: 459–474.
- Hamill, R. M., D. Doyle & E. J. Duke (2006). Spatial patterns of genetic diversity across European subspecies of the mountain hare, *Lepus timidus* L. *Heredity* 97: 355–365.
- Heckel, G., R. Burri, S. Fink, J.-F. Desmet & L. Excoffier (2005). Genetic structure and colonization processes in European populations of the common vole, *Microtus arvalis*. *Evolution* 59: 2231–2242.
- Knitlová, M. & I. Horáček (2017). Late Pleistocene-Holocene paleobiogeography of the genus *Apodemus* in Central Europe. *PLoS ONE* 12: e0173668.
- McDevitt, A. D., K. Zub, A. Kawalko, M. K. Oliver, J. S. Herman & J. M. Wójcik (2012). Climate and refugial origin influence the mitochondrial lineage distribution of weasels (*Mustela nivalis*) in a phylogeographic suture zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 57–69.
- Meiri, M., A. M. Lister, T. F. G. Higham, J. R. Stewart, L. G. Straus, H. Obermaier, M. R. G. Morales, A. B. Marin-Arroyo & I. Barnes (2013). Late-glacial recolonization and phylogeography of European red deer (*Cervus elaphus* L.). *Molecular Ecology* 22: 4711–4722.

- Pertoldi, C., K. Elschot, A. Ruiz-Gonzalez, L. van de Zande, A. Zalewski, J. Muñoz, A. B. Madsen, V. Loeschcke, A. de Groot & R. Bijlsma (2014). Genetic variability of central–western European pine marten (*Martes martes*) populations. *Acta Theriologica* 59:503–510.
- Queirós, J., P. Acevedo, J. P. V. Santos, J. Barasona, B. Beltran-Beck, D. González-Barrio, J. A. Armenteros, I. Diez-Delgado, M. Boadella, I. Fernández de Mera, J. F. Ruiz-Fons, J. Vicente, J. de la Fuente, C. Gortázar, J. B. Searle & P. C. Alves (2019). Red deer in Iberia: Molecular ecological studies in a southern refugium and inferences on European postglacial colonization history. *PloS ONE* 14: e0210282.
- Rodríguez-Varela, R., A. Tagliacozzo, I. Ureña, N. García, E. Crégut-Bonnoure, M. A. Mannino, J. L. Arsuaga & C. Valdiosera (2015). Ancient DNA evidence of Iberian lynx palaeoendemism. *Quaternary Science Reviews* 112: 172–180.
- Ruiz-González, A., M. J. Madeira, E. Randi, A. V. Abramov, F. Davoli & B. J. Gómez-Moliner (2013). Phylogeography of the forest-dwelling European pine marten (*Martes martes*): new insights into cryptic northern glacial refugia. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 1–18.
- Sommer, R. S. & N. Benecke (2004). Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe. *Mammal Review* 34: 249–284.
- Sommer, R. S. & N. Benecke (2005a). The recolonization of Europe by brown bears *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 after the Last Glacial Maximum. *Mammal Review* 35: 156–164.
- Sommer, R. S. & N. Benecke (2005b). Late-Pleistocene and early Holocene history of the canid fauna of Europe (Canidae). *Mammalian Biology* 70: 227–241.
- Sommer, R. S. & N. Benecke (2006). Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: a review. *Journal of Zoology* 269: 7–19.
- Sommer, R. S. & A. Nadachowski (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36: 251–265.
- Sommer, R. S. & F. E. Zachos (2009). Fossil evidence and phylogeography of temperate species: ‘glacial refugia’ and post-glacial recolonization. *Journal of Biogeography* 36: 2013–2020.
- Sommer, R. S., J. Kalbe, J. Ekström, N. Benecke & R. Liljegren (2014). Range dynamics of the reindeer in Europe during the last 25,000 years. *Journal of Biogeography* 41: 298–306.
- Stojak, J., A. D. McDevitt, J. S. Herman, J. B. Searle & J. M. Wójcik (2015). Post-glacial colonization of eastern Europe from the Carpathian refugium: evidence from mitochondrial DNA of the common vole *Microtus arvalis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 115: 927–939.
- Vega, R., C. Fløjgaard, A. Lira-Noriega, Y. Nakazawa, J.-C. Svenning & J. B. Searle (2010). Northern glacial refugia for the pygmy shrew *Sorex minutus* in Europe revealed by phylogeographic analyses and species distribution modelling. *Ecography* 33: 260–271.